

MINISTERE DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORET

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

THESE

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier
pour obtenir le DIPLOME DE DOCTORAT en SCIENCES AGRONOMIQUES

**CYCLE ÉVOLUTIF
DE *HELICOVERPA ARMIGERA* (HÜBNER, 1808)
(LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE)
DANS L'OUEST DU BURKINA FASO:**

biologie, écologie et variabilité géographique des populations.

par

Samuel NIBOUCHE

Soutenue le 15 décembre 1994 devant le jury composé de:

MM.	R. Buès	Examineur
	A. Ferran	Rapporteur
	F. Leclant	Examineur
	B. Pintureau	Rapporteur
	S. Poitout	Directeur de thèse
	J.-M. Rabasse	Examineur
	J.-P. Trilles	Président
	M. Vaissayre	Examineur

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	5
LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES	6
1^{ère} PARTIE: OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	7
1. CADRE DE L'ÉTUDE	8
1.1. Localisation et climatologie.	8
1.2. Végétation naturelle et principales cultures.	10
2. PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE <i>HELICOVERPA ARMIGERA</i>	11
2.1. Position systématique.	11
2.2. Description.	12
2.2.1. Les adultes.	12
2.2.2. L'œuf.	13
2.2.3. La chenille.	14
2.2.4. La chrysalide.	15
2.3. Biologie et éthologie.	16
2.3.1. Adultes.	16
2.3.2. Vie larvaire.	20
2.3.3. Nymphose.	20
2.3.4. Durée du cycle biologique.	21
2.4. Distribution géographique et plantes-hôtes.	22
3. OBJECTIFS DE L'ÉTUDE.	22
DEUXIÈME PARTIE: SUIVI DES POPULATIONS LARVAIRES ET ADULTES DE <i>H.ARMIGERA</i>	26
1 ^{er} CHAPITRE: SUIVI DES POPULATIONS ADULTES ET LARVAIRES.	27
1. SUIVI DES POPULATIONS ADULTES ET LARVAIRES EN SYSTEME DE CULTURE PLUVIAL.	27
1.1. Matériel et méthodes.	27
1.1.1. Suivi des populations larvaires sur les cultures.	27
1.1.2. Suivi des populations larvaires sur la végétation spontanée.	27
1.1.3. Suivi des vols.	28
1.2. Résultats.	28
1.2.1. Suivi des populations sur hôtes cultivés.	28
1.2.2 Suivi des populations larvaires sur la végétation spontanée.	33

1.3. Discussion.	35
1.3.1. Plantes-hôtes et périodes d'infestations larvaires de <i>H.armigera</i>	35
1.3.2. Relations entre la phénologie des plantes-hôtes et la dynamique des infestations . . .	37
1.3.3. Attractivités relatives du coton et du maïs pour <i>H.armigera</i>	39
1.3.4. Relations entre les captures d'adultes et la dynamique des populations larvaires. . . .	42
2. SUIVI DES POPULATIONS LARVAIRES ET ADULTES SUR PÉRIMÈTRE MARAÎCHER.	43
2.1. Matériel et méthodes.	43
2.2. Résultats.	43
2.3. Discussion.	46
3. RECHERCHE DE POPULATIONS DE <i>HELICOVERPA ARMIGERA</i> EN VERGER D'AGRUMES. . .	47
3.1. Matériel et méthodes.	47
3.2. Résultats, discussion.	47
4. CONCLUSIONS.	48
4.1. Plantes-hôtes et suivi des populations larvaires.	48
4.2. Piégeage des adultes.	48
2e chapitre: SUCCESSION DES GÉNÉRATIONS.	51
1. MATÉRIEL ET MÉTHODES.	53
1.1. Relation entre les vitesses de développement et la température.	53
1.2. Températures.	54
1.2.1. Températures de l'air.	54
1.2.2. Température du sol en culture pluviale	56
1.2.3. Température du sol en culture maraîchère.	57
1.3. Calcul des durées de développement.	59
2. RÉSULTATS.	59
2.1. Durée des générations sur cultures pluviales.	59
2.2. Durée des générations sur cultures maraîchères.	60
3. CONCLUSIONS.	63
CONCLUSIONS DE LA DEUXIEME PARTIE:	65

TROISIÈME PARTIE: ÉTUDE DES MÉCANISMES D'ARRÊT DE DÉVELOPPEMENT DU	
STADE NYMPHAL CHEZ <i>HELICOVERPA ARMIGERA</i>	68
1er chapitre: MISE EN EVIDENCE D'ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DU STADE NYMPHAL DE	
<i>HELICOVERPA ARMIGERA</i> DANS L'OUEST DU BURKINA FASO.	69
1. ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DE <i>HELICOVERPA ARMIGERA</i> EN ZONE TROPICALE.	69
2. EXISTENCE D'ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DU STADE NYMPHAL DANS L'OUEST DU	
BURKINA FASO.	70
2.1. Recherche de chrysalides dans le sol.	70
2.2. Elevage en insectarium.	71
2.3. Discussion et conclusions.	72
2e chapitre: DÉTERMINISME DES ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DE <i>HELICOVERPA ARMIGERA</i> EN	
CONDITIONS CLIMATIQUES SOUDANIENNES.	74
1. DÉTERMINISMES DES ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT CHEZ <i>HELICOVERPA ARMIGERA</i> . ..	74
1.1. Diapause photopériodique.	74
1.2. Diapause thermique.	75
1.3. Application aux conditions climatiques soudaniennes.	75
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES: GÉNÉRALITÉS.	76
2.1. Conduite des élevages.	76
2.2. Critères de reconnaissance des nymphes en diapause.	77
2.3. Effets de la lignée et du rang de ponte.	77
3. DIAPAUSE PHOTOPÉRIODIQUE.	78
3.1. Mise en évidence du rôle de la photopériode.	78
3.2. Action des fortes températures sur l'induction de la diapause photopériodique.	78
3.3. Action des fortes températures sur la levée de la diapause photopériodique.	80
3.4. Discussion.	81
4. ARRÊT DE DÉVELOPPEMENT DÛ AUX FORTES TEMPÉRATURES.	84
4.1. Seuil thermique d'induction de l'arrêt de développement à haute température.	84
4.2. Stades sensibles à l'induction de l'arrêt de développement à haute température.	85
4.3. Seuil énergétique d'induction de la diapause thermique chaude.	87
4.4. Action de la photopériode sur l'induction de la diapause thermique chaude.	89
4.5. Réactivation des nymphes en diapause thermique chaude.	90
4.6. Discussion.	90
CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE:	94

QUATRIÈME PARTIE: ÉTUDE DES FLUX MIGRATOIRES	96
1er chapitre: DYNAMIQUE DES VOLS D'ADULTES.	99
1.MATERIEL ET METHODES.	100
2.RESULTATS.	101
2.1. Relation entre les pics de captures et la position du FIT.	101
2.2. Variations géographiques de la dynamique des vols.	105
3.DISCUSION.	105
2e chapitre: STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS.	110
1. MATÉRIEL ET MÉTHODES.	111
1.1. Collecte des échantillons.	111
1.2. Electrophorèses.	111
1.3. Analyse des données.	113
1.3.1. Fréquences alléliques, hétérozygotie.	113
1.3.2. Respect de la loi de Hardy-Weinberg.	113
1.3.3. Etude des flux géniques.	115
2. RÉSULTATS:	116
2.1. Fréquences alléliques observées.	116
2.2. Respect de la loi de Hardy-Weinberg	117
2.3. Flux géniques	118
2.3.1. Allèles rares.	118
2.3.2. Calcul de θ et comparaison des fréquences alléliques.	118
3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS.	120
CONCLUSIONS DE LA QUATRIÈME PARTIE:	123
CONCLUSION GÉNÉRALE	127
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	131
ANNEXES	144

AVANT-PROPOS

Ce document présente les résultats de travaux réalisés au Burkina Faso depuis 1990, dans le cadre de mes activités au sein de l'unité de recherche "entomologie appliquée" du CIRAD-CA et du Programme Coton de l'INERA. Ces recherches sont également le fruit d'une collaboration avec la Station de Recherche de Zoologie et Apidologie INRA de Montfavet.

Je remercie les autorités burkinabè pour m'avoir permis de conduire ces recherches durant mon affectation à l'INERA.

J'exprime également ma reconnaissance aux responsables du CIRAD-CA, qui ont permis le bon déroulement de cette entreprise.

Je tiens à remercier Monsieur CAUQUIL, pour avoir été l'initiateur de ce travail de thèse et pour m'avoir encouragé et conseillé tout au long de son déroulement.

Mes remerciements vont également à Monsieur POITOUT qui a accepté de diriger ma thèse.

Je remercie le professeur LECLANT pour avoir permis le bon déroulement de ce projet, ainsi que pour sa participation au jury.

L'appui scientifique de Monsieur BUES a été déterminant pour le bon déroulement de ces travaux, qu'il trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour son aide ainsi que pour sa participation au jury.

Mes remerciements s'adressent à Monsieur PINTUREAU pour sa contribution, en tant que rapporteur et membre du jury.

Que Monsieur FERRAN soit également remercié pour avoir accepté d'être associé à ce travail dans sa phase finale, comme rapporteur.

Je remercie également Messieurs RABASSE et TRILLES pour avoir accepté d'être membres du jury.

Je remercie Monsieur VAISSAYRE pour ses conseils durant le déroulement des travaux et sa participation au jury.

J'exprime également ma reconnaissance et mes remerciements à :

-Monsieur BOUCHARD, d'Agriculture Canada, pour son appui et ses conseils lors du démarrage de mes travaux.

-Monsieur TOUBON et Madame BOUDINHON pour leur accueil sympathique et leur aide lors de mes séjours dans la station INRA de Montfavet.

-Mesdames PASTEUR et CHEVILLON ainsi que Monsieur ROUSSET pour leurs conseils et pour avoir mis à ma disposition leurs logiciels d'analyse des flux géniques.

-Monsieur STREITO, pour son efficacité dans la conduite des activités de la section entomologie du Programme Coton durant ma période de rédaction.

-l'équipe des techniciens et observateurs de l'INERA Programme Coton, Messieurs DAYAMBA, HOMBOUE, KAMBIRE, SAMAKE, SOW et YOUGBARE, pour la qualité de leur travail sur le terrain. Que Monsieur YE soit particulièrement remercié pour la qualité de son travail.

-Monsieur ATTA et mes collègues de l'IDESSA et du CIRAD-CA en Côte d'Ivoire pour leur aide et les informations qu'ils ont bien voulu mettre à ma disposition.

-Monsieur OUEDRAOGO A. pour m'avoir permis d'avoir accès au Laboratoire de la Protection des Végétaux de Bobo-Dioulasso.

-Mes collègues de l'INERA et du CIRAD au Burkina Faso, pour leur aide et leurs conseils.

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES

INSTITUTIONS ET ORGANISMES:

ASECNA	:	Agence pour la Sécurité de la Navigation Aérienne en Afrique et à Madagascar.
CIRAD-CA	:	Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement - département des Cultures Annuelles.
FLEXFASO	:	Société des Fruits et Légumes du Faso.
ICRISAT	:	International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics.
INERA	:	Institut d'Etudes et de Recherches Agricoles.
INRA	:	Institut National de Recherche Agronomique.
LENI	:	Laboratoire d'Elevage et de Nutrition des Insectes.

DIVERS:

LO	:	Lumière Obscurité.
DH	:	Degrés Heure.
FIT	:	Front Inter Tropical.

1^{ere} PARTIE:

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Pays continental de l'Afrique de l'Ouest, le Burkina Faso possède une économie essentiellement tournée vers l'agriculture et l'élevage. En complément des cultures vivrières, la culture cotonnière joue un rôle vital dans l'économie agricole de la zone ouest du pays (SCHWARTZ, 1991) ainsi qu'à l'échelle de tout le pays, dont le coton constitue la première source de devises.

Extrêmement sensible aux attaques de nombreux insectes partout dans le monde, le cotonnier héberge au Burkina Faso près d'une centaine d'arthropodes phytophages, parmi lesquels seule une dizaine d'espèces d'insectes est susceptible de causer des dégâts notables à la culture (NIBOUCHE, 1992). En tête de liste de ces ravageurs cardinaux se place la noctuelle *Helicoverpa armigera* (Hübner). En 1991, les infestations spectaculaires de ce ravageur dans les principaux départements cotonniers de l'ouest du pays ont conduit à des pertes de récolte estimées à 50.000 tonnes de coton-graine (sur une production finale de 170.000 tonnes), soit une perte de plus de 4 milliards de francs CFA. De nombreux observateurs font remonter à cette infestation record de *H.armigera* les origines de la crise qui secoue actuellement la filière coton burkinabè. A ce statut de déprédateur majeur en culture cotonnière, *H.armigera* associe également une forte nuisibilité en culture maraîchère et particulièrement pour la tomate.

L'importance économique de *H.armigera* a motivé la mise en place d'une étude visant la meilleure connaissance de sa biologie et de son écologie dans l'ouest du Burkina Faso, préalable indispensable à l'amélioration et à l'intégration des méthodes de lutte contre ce ravageur.

1. CADRE DE L'ÉTUDE

1.1. Localisation et climatologie.

Le Burkina Faso s'inscrit entre les 6^e degré ouest et 3^e degré est, et entre les 9^e et 15^e degrés de latitude nord (voir Figure 1).

Trois grandes zones climatiques (voir Figure 1) peuvent être distinguées en fonction de leur pluviométrie moyenne et des amplitudes journalière et annuelle de la température et de l'humidité relative (ASECNA, 1966; SIVAKUMAR et GNOUMOU, 1987):

- zone Sahélienne, située au nord du 14^e parallèle, à pluviométrie inférieure à 650 mm.
- zone Nord Soudanienne, ou Soudanienne, entre les parallèles 11°30' et 14°, à pluviométrie comprise entre 650 et 1000 mm.
- zone Sud Soudanienne, ou Soudano-Guinéenne, au sud du parallèle 11°30', à pluviométrie supérieure à 1000 mm.

Dans la partie ouest du pays, le climat est de type Sud Soudanien ou Nord Soudanien. La succession des saisons est gouvernée par les déplacements du Front Inter Tropical, sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir dans la suite de notre étude.

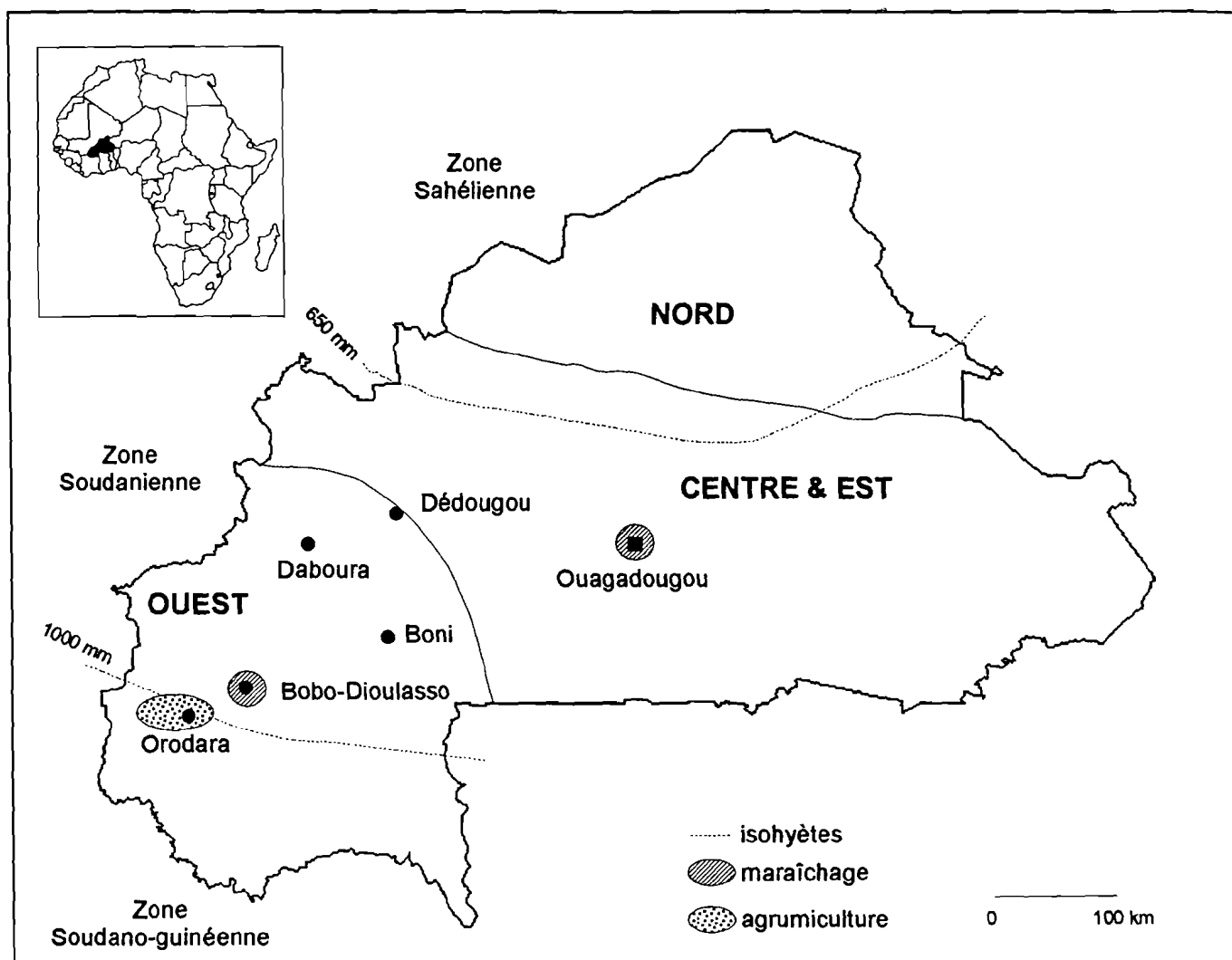


Figure 1 - Localisation du Burkina Faso, principales zones climatiques et agricoles.

Quatre périodes peuvent être définies au cours de l'année (ASECNA, 1966):

- une saison sèche marquée, s'étendant de novembre à avril (voir annexe).
- un régime transitoire de saison sèche en mai-juin. Régime qui présente des alternances de saison sèche et d'incursions de vents de Mousson humides du sud-ouest.
- une saison des pluies de juillet à mi-septembre, avec un maximum des pluies en août.
- un régime transitoire humide de mi-septembre à fin octobre, du même type que le régime transitoire de saison sèche.

Les températures présentent deux saisons fraîches. La première de décembre à février sous l'action de l'Harmattan, alizé continental de nord-est (moyenne des minima entre 15 et 20°C, maxima de l'ordre de 30 °C). La seconde prend place en août sous l'action de la Mousson (minima moyens de l'ordre de 20°C, maxima à 30°C). Deux saisons chaudes peuvent également être distinguées. La première précède la saison des pluies avec des maxima en mars-avril (maxima 35°C, minima 25°C). L'autre saison chaude

se déroule juste après la saison des pluies avec des maxima de novembre (maxima de l'ordre de 35°C, minima de 20°C).

1.2. Végétation naturelle et principales cultures.

Les principales formations végétales rencontrées au Burkina Faso vont de la savane à épineux (claire ou herbeuse), dans l'extrême nord, à la savane arborée et la forêt claire, dans le sud du pays (GUILLOBEZ, 1985). L'ouest du pays est le domaine des savanes arborées et des savanes boisées, dont *Butyrospermum parkii* (G. Don) Kotschy, *Parkia biglobosa* (Jacquin) R.Brown ex Don et *Khaya senegalensis* (Desvaux) A.Jussieu constituent des espèces caractéristiques. Desséchées en saison sèche ou brûlées par les feux de brousse, les espèces herbacées ont en grande majorité un développement limité à la saison pluvieuse.

Schématiquement, 3 grandes zones agricoles peuvent être délimitées (voir Figure 1 d'après GUILLOBEZ, 1985 et LACLAVERE, 1993):

- la zone nord, correspondant au domaine Sahélien et à la frange nord du domaine Soudanien, où domine le petit mil.

- le centre et l'est, où les cultures vivrières principales sont le sorgho et le petit mil.

- la zone ouest, partagée entre les domaines climatiques Soudanien et Soudano-guinéen, où les cultures vivrières principales sont le sorgho et le maïs. C'est également dans cette zone qu'est concentrée 95 pour cent de la production cotonnière. La majorité de la production agrumicole du pays est concentrée dans la région d'Orodara.

Ces cultures sont exclusivement pluviales. Les semis sont pratiqués en début de saison des pluies, de fin mai à début juillet. La maturité intervient en fin de saison pluvieuse, entre fin septembre et fin novembre.

Les cultures maraîchères sont localisées sur de nombreux périmètres plus ou moins aménagés dont les plus importants se situent dans la ceinture maraîchère de Bobo-Dioulasso (SANOU, 1989). A cette culture sur périmètre, on doit également ajouter le jardinage pratiqué sur de petites parcelles (en bas-fond ou à proximité d'un puits) en début de saison sèche. Ce type de maraîchage, en voie de développement rapide, s'observe actuellement dans de nombreux villages, même éloignés des grandes villes.

Deux calendriers cultureux maraîchers peuvent ainsi être distingués:

- le maraîchage de fin de saison pluvieuse, débutant en septembre et produisant jusqu'à ce que l'alimentation en eau soit épuisée, soit décembre à février selon les cas. Un seul cycle de culture est pratiqué.

- le maraîchage de saison sèche, où 2 cycles de culture peuvent être pratiqués grâce à une alimentation en eau quasi permanente.

Hormis sur les périmètres situés à proximité des villes, le maraîchage n'est pas une activité exclusive. Des vivriers sont cultivés en saison pluvieuse et le maraîchage en saison sèche.

2. PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE *HELCOVERPA ARMIGERA*.

2.1. Position systématique.

Helicoverpa armigera (Hübner, 1808), Lepidoptera, appartient à la famille des Noctuidae, sous-famille des Heliothidinae (= Heliothinae = Melicleptriinae).

HARDWICK (1965), TODD (1978) et NYE (1982) ont retracé les évolutions de la nomenclature de cette espèce. La première description de l'insecte a été réalisée par Fabricius en 1794, sous le nom de *Noctua barbara* (HARDWICK, 1965); inusitée depuis lors, cette appellation a été invalidée par la suite. Décrite par Hübner en 1808 sous le nom de *Noctua armigera*, la noctuelle prendra le nom de *Heliothis armigera*, après la création du genre en 1816. A la fin du 19^e siècle sont introduites successivement les utilisations du nom d'espèce *obsoleta* puis du nom de genre *Chloridea*. Ces modifications n'étant pas adoptées par tous les auteurs, trois appellations principales coexistent alors: *Heliothis armigera*, *Chloridea obsoleta* et *Heliothis obsoleta*.

Durant plus d'un siècle, l'appellation *Heliothis armigera* a en fait regroupé un ensemble d'espèces morphologiquement très proches, et c'est seulement en 1953 que COMMON met en évidence l'existence de trois espèces distinctes en Australie et établit dans le même temps la distinction entre *Heliothis armigera* et les espèces présentes sur le continent américain. HARDWICK révisé en 1965 la systématique du groupe des "corn earworms" et crée le genre *Helicoverpa*, auquel il rattache l'espèce *armigera*. L'auteur distingue trois sous-espèces: *H. armigera armigera*, *H. armigera commoni* et *H. armigera conferta*. L'usage de ce nouveau genre ne s'est toutefois pas généralisé, et l'usage de *Heliothis* est demeuré extrêmement fréquent dans la littérature. De récents travaux (MITTER *et al.*, 1993) basés sur les distances génétiques tendent à confirmer les grandes lignes de la révision de HARDWICK, et notamment la distinction des genres *Heliothis* (auquel appartient l'espèce *virescens*) et *Helicoverpa* (avec notamment les espèces *zea* et *armigera*).

Les appellations communes anglo-saxonnes de *H. armigera* sont nombreuses, les plus courantes étant "american bollworm" (compte-tenu de la confusion antérieure avec *H. zea*), "cotton bollworm" et "corn earworm". En français, aucun autre nom commun que "Heliothis" n'est usité.

2.2. Description.

2.2.1. Les adultes.

Les éléments de la description qui suit sont tirés de HARDWICK (1965) et VIETTE (1967). L'envergure moyenne des papillons est de 32,5 à 38 mm. HARDWICK (1965) ne note pas de différence de taille entre sexes. Les antennes sont filiformes chez les deux sexes, les yeux sont de couleur vert foncé.

Chez le mâle, les fémurs prothoraciques présentent une série de courtes épines dissimulées par des poils. Le dimorphisme sexuel est basé sur la couleur. Chez le mâle, la tête et le thorax sont gris-verts, les ailes antérieures sont de couleur vert-grisâtre à fauve-verdâtre, l'abdomen est fauve ou fauve-verdâtre, avec souvent une tache sombre à l'apex. Chez la femelle, la couleur générale est brun-orange à brun-rougeâtre, il n'y a pas de tache sur l'abdomen.



Figure 2 - Papillons de *H. armigera*: femelle en haut et mâle en bas (échelle x 2,5 ; photo CIRAD-CA).

Les ailes antérieures sont triangulaires, allongées (la longueur fait approximativement le double de la largeur), repliées à plat sur le dos au repos (voir Figure 2). Sur l'aile antérieure, on observe:

- une ligne antero-médiane plus ou moins marquée, formée de 3 arcs à concavité dirigée extérieurement.
- une tache orbiculaire brune entourée d'un cercle de même couleur, ainsi qu'une tache réniforme faite d'une tache brune et d'un cercle brun externe. Une ligne rejoint la tache réniforme au bord inférieur de l'aile.
- une bande post médiane, faite d'une série de chevrons noirs situés entre les nervures, suivie d'une large ombre transversale gris-noirâtre. Sur la plupart des individus, les pointes distales des chevrons de la bande post médiane portent des petites taches noires ou des petits ocelles bruns à centre blanc.
- une marge externe légèrement festonnée, ponctuée par une série de petits points noirs, chaque point situé entre 2 nervures. Présence également d'une frange fauve avec une ligne brun-grisâtre.

Les ailes postérieures sont blanc sale, les nervures sont marquées en brun, et une large bande marginale brun foncé est présente. La frange est jaunâtre proximale, blanche distalement, avec une ligne brisée brune médiane.

2.2.2. L'œuf.

L'œuf, de couleur blanc-nacré lors de la ponte, vire au brun avant l'éclosion lorsque la capsule céphalique de l'embryon devient visible par transparence au travers du chorion (voir Figure 3).

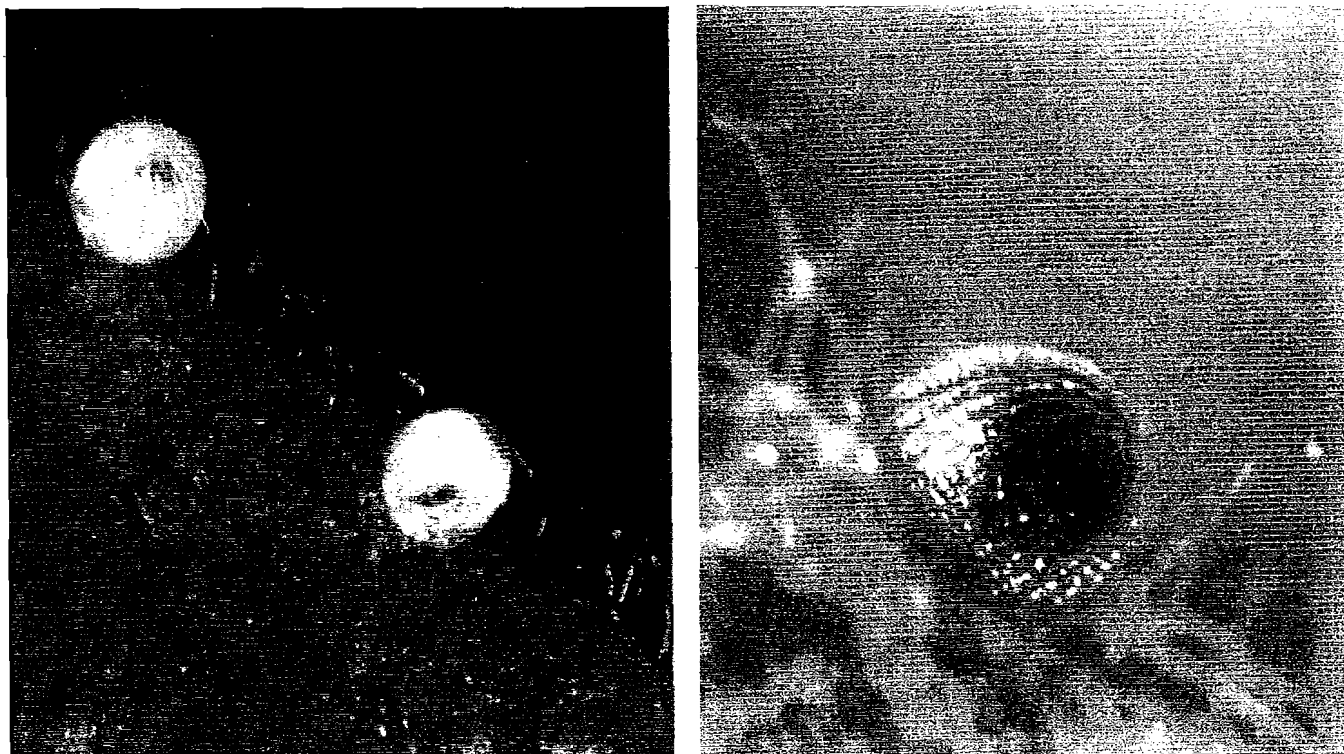


Figure 3 - Oeufs de *H.armigera*: œufs âgés de 1 jour à gauche (x 36), œuf âgé de 3 jours à droite(x 75) (photos CIRAD-CA).

La description qui suit est tirée de TOGUEBAYE et COUILLOUD (1982): "Les œufs d'*H.armigera* sont subsphériques et mesurent 0,4 à 0,5 mm; ils sont entourés d'un chorion épais dont la surface est parcourue par plusieurs côtes verticales; ces côtes dessinent, au pôle micropylaire, une rosette de 11 à 16 cellules primaires de différentes tailles et de forme ellipsoïde qui entourent le micropyle."

2.2.3. La chenille.

Les éléments qui suivent sont également empruntés à TOGUEBAYE et COUILLOUD (1982).

Les larves possèdent 6 stemmates de chaque côté de la tête. Neuf paires de stigmates peuvent être dénombrés: une paire sur le prothorax, les autres sur les 8 premiers segments abdominaux. Trois paires de pattes thoraciques sont présentes. Le nombre de crochets des 4 paires de fausses-pattes ventrales et de la paire anale varie d'un stade larvaire à l'autre. La chetotaxie de la capsule céphalique reste identique quel que soit le stade larvaire. Par contre, la chetotaxie du prothorax ne reste constante que du 1er au 3e stade larvaire, elle diffère par la suite. La chetotaxie des autres segments reste identique à tous les stades.

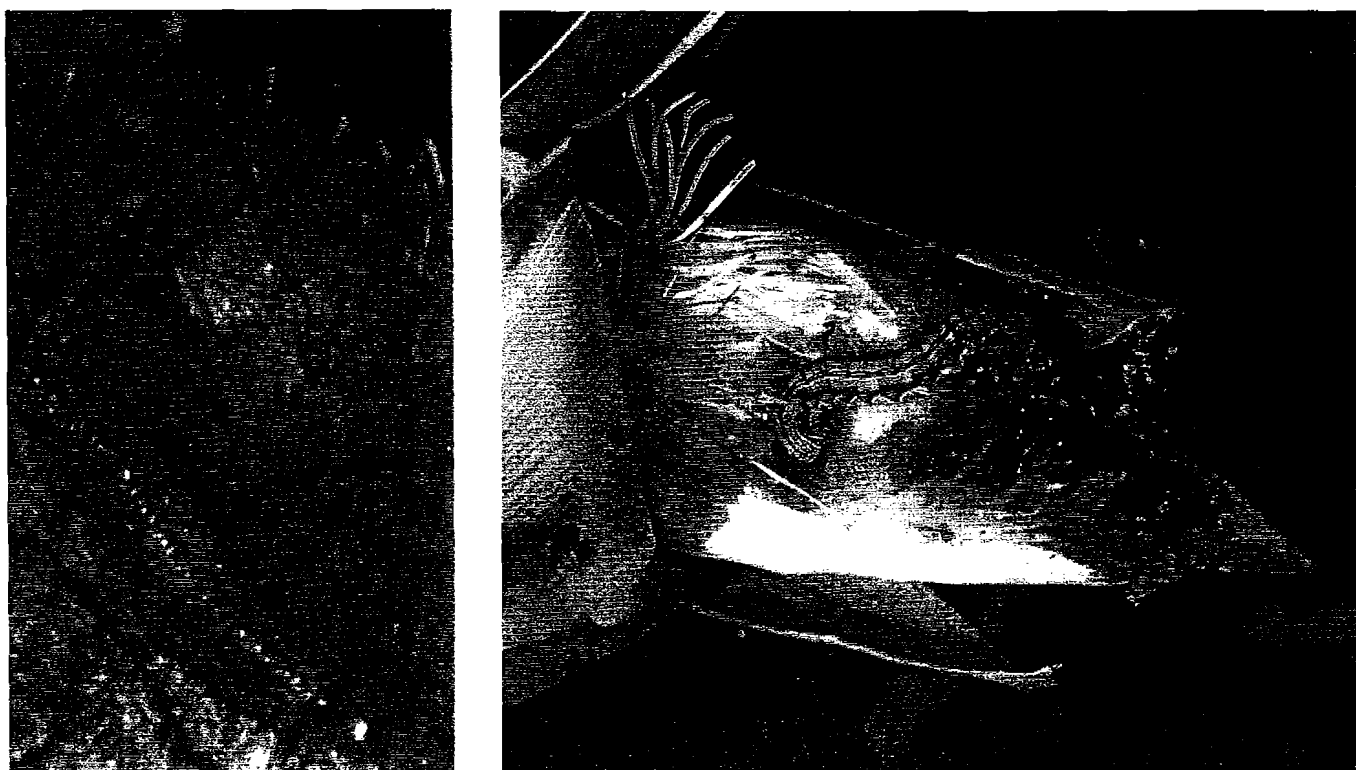


Figure 4 - Chenilles de *H. armigera*: néonate (à gauche; échelle x 30; photo CIRAD-CA) et larve de 5e stade (à droite; échelle 1).

La couleur des larves de 1er et 2e stade est grisâtre puis jaunâtre, avec une capsule céphalique de couleur brun-noir à brun foncé (voir Figure 4).

A partir du 3e stade, la capsule céphalique prend une couleur orangée. La couleur générale du corps est très variable, passant de dominantes grises, noires ou marron, au vert ou au jaunâtre. Sur la face dorsale, on peut distinguer des séries de fines bandes alternées claires et sombres longitudinales. Une large bande blanchâtre, sur laquelle les stigmates se détachent en noir, est visible sur les flancs (voir Figure 4). Des ponctuations brunes ou noires peuvent également être présentes sur l'ensemble du corps.

2.2.4. La chrysalide.

La chrysalide se trouve dans le sol, sans cocon, dans une loge nymphale lâche consolidée de quelques fils de soie. Sa longueur est de 15 à 20 mm. La couleur est marron, brun-verdâtre juste après la mue nymphale. L'aspect de la cuticule est vernissé, finement ponctué. Deux épines sont présentes à l'extrémité abdominale, sur le 10e segment.

La différenciation entre les deux sexes peut se faire par l'examen de la face ventrale des derniers segments abdominaux (voir Figure 4).

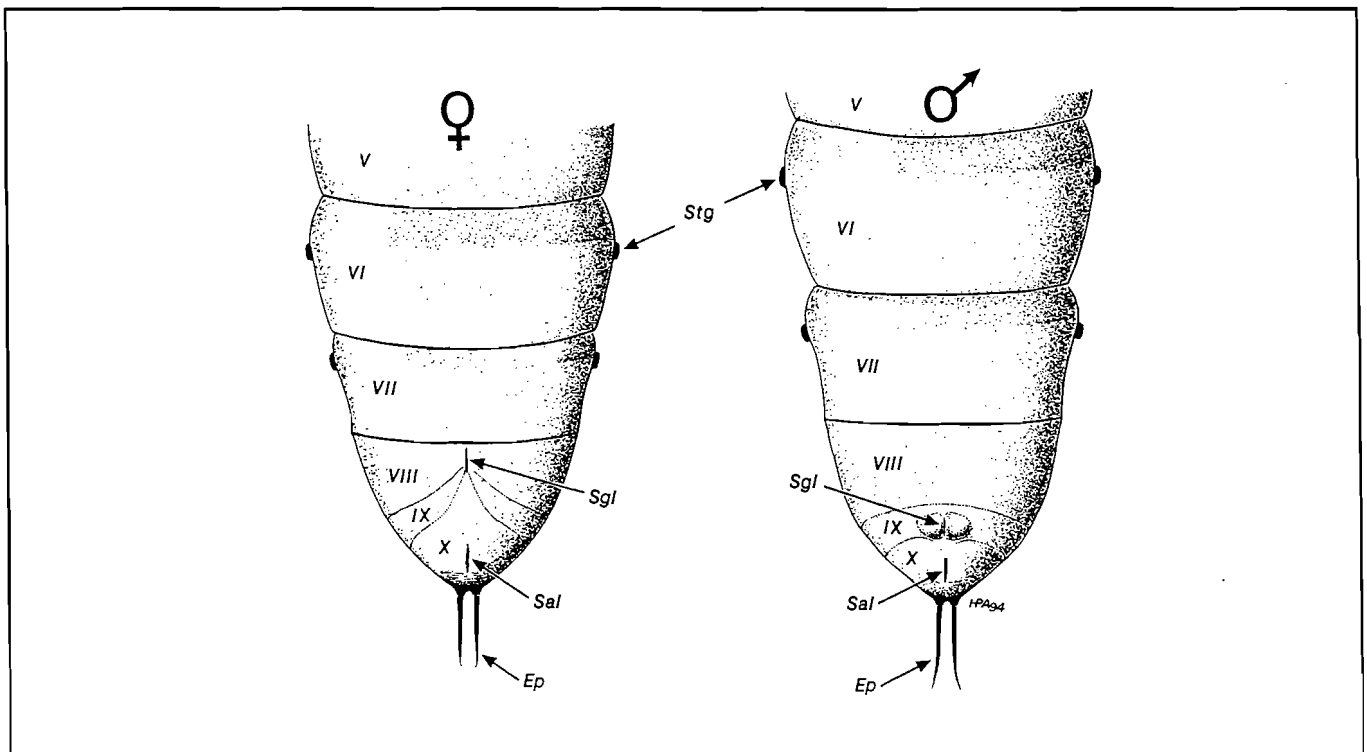


Figure 5 - Vue ventrale de l'extrémité abdominale des chrysalides de *H. armigera*. Ep = épine; Sal = sillon anal; Sgl = sillon génital ; Stg = stigmate (dessin ABERLENC).

2.3. Biologie et éthologie.

2.3.1. Adultes.

2.3.1.1. Mœurs.

L'activité des adultes de *H. armigera* est essentiellement nocturne. Plusieurs auteurs ayant étudié leur comportement arrivent à des résultats similaires (MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970; ROOME, 1975; KRAVCHENKO, 1984; TOPPER, 1987b).

Trois phases d'activité peuvent être distinguées:

- l'activité débute à la tombée de la nuit. Durant cette phase, les papillons des deux sexes s'alimentent et les femelles pondent. TOPPER (1987b), au Soudan, indique également que des mouvements inter cultures se déroulent alors. Certaines cultures, plus propices à l'alimentation des papillons du fait de la présence abondante de nectar, sont occupées de nuit (sorgho en floraison, coton en l'absence de sorgho) tandis que d'autres ne servent que d'abri dans la journée (arachide, coton en présence de sorgho).

- l'activité décroît ensuite graduellement et les papillons passent au milieu de la nuit par une phase d'activité réduite durant laquelle ils restent posés sur le feuillage.

- une reprise d'activité des mâles est ensuite observée entre 1h et 5h, les accouplements ont alors lieu.

Avant le lever du soleil, TOPPER (1987b) note également des vols sur courtes distances des papillons à la recherche d'un abri dans le feuillage pour y passer la journée.

2.3.1.2. Sex-ratio.

Quelques auteurs fournissent des informations sur le rapport numérique du nombre de mâles et du nombre de femelles. Au Pakistan, SINGH et SINGH (1975) obtiennent une valeur de 1,49 en élevant en laboratoire des larves récoltées au champ, et 1,67 pour des papillons capturés au piège lumineux. MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970), en Grèce, observent une valeur de 1,02 pour des captures au piège lumineux. En élevant des larves récoltées au champ, REED (1965a) obtient une valeur de 1,09 en Tanzanie. En Inde, dans des captures au piège lumineux, VAISHAMPAYAN et VERMA (1987) mettent en évidence des fluctuations saisonnières entre 0,39 et 3,50, les mâles restant prédominants la majeure partie du temps.

2.3.1.3. Accouplement.

L'accouplement se déroule dans la deuxième moitié de la nuit, de 1h à 5h pour TOPPER (1987b) au Soudan et de 2h à 4h pour ROOME (1975) au Botswana. Durant la période de la nuit où ont lieu les accouplements, seuls les mâles sont très actifs, les femelles restent posées sur le feuillage (ROOME, 1975; TOPPER, 1987b; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970).

Les femelles s'accouplent en général à partir de 48h après leur émergence (TOPPER, 1987b; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970); quelques individus sont cependant susceptibles de s'accoupler dès la nuit suivant l'émergence (TOPPER, 1987b).

TOPPER (1987b), ainsi que VAISHAMPAYAN et VERMA (1987), sur la base du nombre de spermatophores contenus dans la bourse copulatrice des femelles, indiquent que celles-ci peuvent s'accoupler un maximum de 6 fois, tandis que MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970) observent des maxima de 5 et 7 fois respectivement en milieu naturel et en élevage. HMIMINA (1986) souligne l'effet de la température sur le nombre d'accouplements en élevage. Le nombre moyen de spermatophores est de 3,8 à une température continue de 25°C, contre 1 et 1,3 respectivement à 15°C et 32°C. A une température continue de 35°C, aucun accouplement n'est décelé. Pour HACKETT et GATEHOUSE (1982b), le taux maximal de femelles accouplées est observé à 29-30°C. Il est plus faible en deçà et au-delà de ces températures.

2.3.1.4. Ponte, fécondité des femelles, répartition des œufs.

L'activité de ponte s'effectue de nuit en même temps que l'alimentation. En conditions naturelles, au Soudan, TOPPER (1987b) indique que l'oviposition débute au coucher du soleil et se poursuit jusqu'à minuit avec un pic vers 19h. En élevage, certains auteurs observent une poursuite des pontes au-delà de minuit à un niveau toutefois faible (PERSSON, 1974; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970). PERSSON (1974) indique que l'activité de ponte dure en moyenne 2,9 heures par individu par nuit.

TOPPER (1987b) observe un début des pontes la nuit suivant l'accouplement. SINGH et SINGH (1975) indiquent des durées de préoviposition fluctuant en élevage entre 1 et 4 jours, avec une moyenne de 2,3 jours. Sous insectarium, COAKER (1959) relève en Ouganda une durée de préoviposition de 3,1 jours avec des extrêmes de 2 à 6 jours. Dans les mêmes conditions, POITOUT et BUES (1979) enregistrent des durées fluctuant entre 3 et 7 jours. L'influence de la température explique cette variabilité. HMIMINA (1986) indique une durée moyenne de 10 jours à 15°C contre 2,8 jours à 32°C. Le nombre d'œufs déposés par nuit atteint son maximum à la 5e ou 6e nuit après l'émergence de la femelle (TOPPER, 1987b; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970; REED, 1965a), puis décroît. L'oviposition peut se poursuivre au-delà de la 10e nuit.

La fécondité des femelles a été étudiée par plusieurs auteurs sur des papillons élevés en laboratoire et nourris à l'eau sucrée. Les résultats obtenus sont très variables. En Ouganda, COAKER (1959) indique des valeurs de 313 à 2107 œufs par femelle, avec une moyenne de 751,6. POITOUT et BUES (1979) observent dans le sud de la France des valeurs de 300 à 1800 pour une moyenne d'environ 700. D'autres auteurs obtiennent des valeurs plus faibles: 40 à 53 pour SINGH et SINGH (1975) et 202 pour BRADER-BREUKEL (1970). La fécondité apparaît donc potentiellement élevée; REED (1965a) note en Tanzanie un maximum de 3065 œufs. Cependant, de nombreux facteurs peuvent influencer le nombre d'œufs

pondus. L'absence d'alimentation, ou l'alimentation avec de l'eau non sucrée provoque une forte réduction du nombre de pontes (MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970; BRADER-BREUKEL, 1970; HACKETT et GATEHOUSE, 1982b). PRETORIUS (1976), étudiant le cycle biologique de *H. armigera* sur différentes plantes-hôtes, indique également que l'alimentation des larves influe sur le nombre d'œufs pondus ultérieurement par les adultes. BRADER-BREUKEL (1970) a montré que la présence d'un rameau de plante-hôte (cotonnier) permettait d'augmenter le nombre d'œufs pondus. L'utilisation d'une plante non-hôte (teck) provoque également le même phénomène, mais dans des proportions nettement moindres. PERSSON (1974) a pu également mettre en évidence l'effet dépresseur de la lumière de la lune sur l'oviposition. L'effet de la température, également étudié par cet auteur, s'est révélé peu net.

Les œufs sont pondus isolément ou par deux. Sur le cotonnier, on retrouve les œufs en majorité sur la face supérieure des feuilles, préférentiellement sur les jeunes feuilles et dans le tiers supérieur des plants (VAISSAYRE, 1978; REED, 1965a; PATEL *et al.*, 1974). PATEL *et al.* (1974) indiquent également que dans un champ de coton, les plants de couleur plus foncée sont plus souvent choisis par les femelles comme site de ponte.

ZALUCKI *et al.* (1986) rappellent que de nombreux travaux ont permis de mettre en évidence le synchronisme des courbes de floraison de la plante-hôte et des pics de ponte de *H. armigera*. Ces observations sont à rapprocher des conclusions des travaux soulignant l'importance de l'alimentation des adultes sur le potentiel de reproduction de l'espèce. ZALUCKI *et al.* (1986) signalent toutefois que de nombreuses exceptions existent et que des infestations peuvent être observées durant la phase végétative ou de maturation des cultures-hôtes. Nous reviendrons sur ce point dans la seconde partie de notre travail.

2.3.1.5. Incubation des œufs, fertilité.

La durée d'incubation des œufs est fonction des conditions de température. REED (1965a), en Tanzanie, indique que l'éclosion se produit avant le 3^e jour. POITOUT et BUES (1979) observent, dans les conditions naturelles du sud de la France, des fluctuations entre 7 et 14 jours. HMIMINA (1986), étudiant les relations entre température et durée d'incubation, indique que cette dernière prend en moyenne 18,5 jours à 13°C contre 2,1 jours à 35°C, en laboratoire.

Etudiée en laboratoire, la fertilité des œufs peut fluctuer fortement. En Ouganda, COAKER (1959) observe des extrêmes de 10 à 86 pour cent, avec une moyenne de 71 pour cent. BRADER-BREUKEL (1970) obtient 45 à 51 pour cent au Tchad, tandis que pour REED (1965), les valeurs extrêmes sont de 66 à 88 pour cent en Tanzanie. MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970) et BRADER-BREUKEL (1970) n'observent pas d'influence marquée de l'alimentation des adultes sur la fertilité des œufs. MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU précisent que le taux de fertilité des œufs n'est pas

en relation avec le nombre d'accouplements. En cas d'absence d'accouplement, les femelles pondent des œufs stériles.

SHARMA et CHAUDHARY (1988) ont montré qu'un accroissement de la température pouvait conduire à une augmentation du taux d'éclosion des œufs. Le taux d'éclosion est de 63,1 pour cent à 20°C, contre 84,2 pour cent à 35°C. Aucune influence de l'humidité relative n'a par contre été notée. Par contre, QAYYUM et ZALUCKI (1987) ont montré qu'un passage des œufs à 44°C durant 4 heures réduisait leur fertilité à 41 pour cent de celle de témoins maintenus à 28°C, la durée d'incubation étant allongée de 45 pour cent. Le phénomène est plus marqué si l'hygrométrie est faible.

2.3.1.6. Longévité des adultes.

REED (1965a) indique des moyennes de longévité de 10,6 et 11 jours, respectivement pour les femelles et les mâles. POITOUT et BUES (1979) observent des longévités de 5 à 30 jours pour une moyenne de l'ordre de 20 jours, contre une moyenne de 17 jours pour MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970). Étudiée en laboratoire sur des papillons nourris à l'eau sucrée, la longévité se révèle très variable en fonction de la température. HMIMINA (1986) observe ainsi des extrêmes de 35 jours à 15°C contre 8 jours à 34°C. Ici encore, l'alimentation exerce une forte influence, puisque MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970) indiquent des longévités moyennes de 7 jours sans alimentation, 7 à 11 jours en fournissant de l'eau aux papillons et 13 à 20 jours avec de l'eau sucrée. TOPPER (1987b) indique également que l'alimentation des larves peut exercer une influence sur la durée de vie des adultes. Toutefois, l'alimentation des adultes à l'eau sucrée permet d'annuler ces effets. SINGH et SINGH (1975), ainsi que MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970), n'ont pas pu mettre en évidence de différence significative de longévité entre les sexes.

2.3.1.7. Déplacements.

Pour CAYROL *et al.* (1974), la diapause et la migration tendent à s'exclure chez les noctuelles plurivoltines, les espèces migrantes étant sans diapause et les sédentaires avec diapause. *H. armigera* fait partie des exceptions capables à la fois de diapauser et de migrer sur plusieurs centaines de kilomètres. WIDMER et SCHOFIELD (1983) et FARROW et DALY (1987) ont réalisé des revues complètes des travaux traitant des migrations chez *Heliothis* et *Helicoverpa*, nous y reviendrons dans le détail dans la 4^e partie de notre étude.

H. armigera est toutefois un migrateur facultatif et, lorsque le chevauchement des cultures permet une alimentation continue des adultes, l'espèce semble être sédentaire, comme dans la vallée de la Namoi en Australie (WARDHAUGH *et al.*, 1980), dans le périmètre de la Gezira au Soudan (TOPPER, 1987a) ou dans le Transvaal en Afrique du Sud (PARSONS, 1940).

2.3.2. Vie larvaire.

Lors de l'éclosion, la jeune chenille ouvre un passage au travers du chorion, qu'elle dévore en général en totalité, hormis la partie basale adhérant au support de l'œuf (REED, 1965a). SINGH et SINGH (1975) notent que la larve reste immobile juste après l'éclosion et ne devient active que 3 à 4 heures plus tard, et précisent également que la larve néonate possède alors un phototropisme négatif, alors que les observations de GIRET et COUILLOUD (1987) indiquent au contraire que le phototropisme est positif.

A partir du troisième stade, les larves deviennent cannibales et sont également susceptibles de s'attaquer aux larves d'autres espèces (DELATTRE, 1973; TWINE, 1971).

REED (1965a) note la présence de 6 stades larvaires, suivis d'un stade durant lequel l'alimentation cesse et la chenille cherche à s'enterrer. Cet auteur précise également que la mue s'effectue le plus souvent sur la face supérieure des feuilles, afin d'accélérer le durcissement de la cuticule par exposition au soleil. HARDWICK (1965), dans un élevage à 25°C, note les fréquences suivantes: 30 pour cent des larves ont 5 stades, 69 pour cent 6 stades et 1 pour cent 7 stades. POITOUT et CAYROL (1969) ont également mis en évidence l'action de la température, de l'alimentation et du niveau de consanguinité sur le nombre de stades larvaires de chenilles en élevage.

Ce sont essentiellement les conditions de température qui déterminent la durée du stade larvaire. En Tanzanie, REED (1965a) obtient en insectarium une durée moyenne de 21,1 jours pour des températures fluctuant entre 21 et 27 °C. A une température moyenne de 31,7 °C au Pakistan, SINGH et SINGH (1975) observent une durée de développement de 10,8 jours de moyenne avec des extrêmes de 8 à 12 jours. En Ouganda, COAKER (1959) indique des durées moyennes de 20,0 à 32,1 jours pour des températures fluctuant entre 19 et 27°C.

Dans une moindre mesure, le substrat alimentaire influe également sur la vitesse de développement. PRETORIUS (1976) et COAKER (1959), alimentant des larves sur différents organes excisés de plantes-hôtes, observent des durées de vie larvaires plus ou moins longues suivant le substrat. COAKER (1959) montre également que l'âge de l'organe servant de substrat peut jouer un rôle: la durée du stade larvaire est de 23,4 jours sur des capsules de coton âgées d'une semaine, contre 31,1 jours sur des capsules de 7 semaines. L'ingestion de gossypol, pigment contenu dans les tissus du cotonnier, ralentit fortement la vitesse de développement des larves (DELATTRE, 1973; KAY *et al.* 1979).

2.3.3. Nymphose.

Lorsque le développement larvaire est achevé, la larve se met à la recherche d'un emplacement où effectuer sa nymphose. Selon SINGH et SINGH (1975), cette recherche dure 15 à 20 minutes. La larve s'enterre alors dans le sol, à une profondeur de 3 à 6 cm (moyenne 4,5 cm) pour SINGH et SINGH (1975) et 4 à 5 cm pour POITOUT et BUES (1979). WILSON (1983) indique des profondeurs de 1 à 9 cm, la majorité étant à moins de 5 cm.

En laboratoire, dans des conditions de température non précisées, REED (1965a) observe des durées de nymphose de 16 à 18 jours. En Ouganda, pour des chrysalides enterrées dans le sol en conditions semi-naturelles, COAKER (1959) obtient des durées moyennes de 19,9 à 27,7 jours. PRETORIUS (1976) et COAKER (1959) n'observent pas d'influence marquée de l'alimentation des larves sur la durée de nymphose des chrysalides. Toutefois, REED (1965a) note qu'il existe une corrélation entre le poids des chrysalides et la durée de leur développement, les plus lourdes mettant plus de temps à émerger. Cet auteur indique également que les femelles ont une durée de nymphose plus courte d'environ un jour par rapport aux mâles. SHARMA et CHAUDHARY (1988) signalent une légère augmentation (2 à 3 jours) de la durée de nymphose lors d'un passage de l'humidité relative de 30 à 80 pour cent. Ce phénomène est observé à 20-25 °C mais pas à 30-35 °C.

L'émergence des papillons ne se produit que de nuit, entre 18 h et 1 h pour TOPPER (1987b), entre 18 h et 22 h pour SINGH et SINGH (1975). Les pics d'émergence sont décalés d'une heure pour les deux sexes: 18h30 pour les femelles contre 19h30 pour les mâles (TOPPER, 1987b).

H. armigera peut présenter, sous certaines conditions, une diapause du stade nymphal. Nous reviendrons en détail sur ce phénomène dans la 3e partie de notre travail.

2.3.4. Durée du cycle biologique.

A 25°C, la durée du stade larvaire est de $17,8 \pm 2,6$ j sur milieu nutritif artificiel pour HMIMINA (1986); 15,5 j pour POITOUT et BUES (1979) sur substrat alimentaire non précisé; 19,3 j pour SHARMA et CHAUDHARY (1988) sur pousses de pois-chiche (*Cicer arietinum*); $18,5 \pm 1,3$ j pour TWINE (1978) sur milieu artificiel. Le stade nymphal, toujours à 25°C, a une durée de $15,8 \pm 2,5$ j pour HMIMINA (1986); 16,3 j pour POITOUT et BUES (1979); 15,5 j pour SHARMA et CHAUDHARY (1988); $15,7 \pm 2,2$ j pour TWINE (1978). Les valeurs indiquées par les différents auteurs apparaissent plus homogènes pour les chrysalides que pour les larves. Les variations observées sont vraisemblablement dues aux différences de substrat alimentaire, dont nous avons évoqué les effets sur la vitesse de développement.

De nombreux auteurs (HMIMINA, 1986; ROOM, 1983; TWINE, 1978 ...), se sont intéressés à la modélisation des vitesses de développement larvaire et nymphal en fonction de la température. Nous reviendrons en détail sur ces travaux dans la 2e partie de notre étude.

Les seuils inférieurs théoriques (calculés par régression) indiqués par TWINE (1978) sont de 10,6°C et 11,4°C pour les larves et les chrysalides. HMIMINA (1986) indique des valeurs théoriques de 11°C, 10,5°C et 15,1°C respectivement pour les œufs, les larves et les chrysalides. Les résultats expérimentaux de GIRET et COUILLOU (1982) supportent la valeur du seuil inférieur de développement des chrysalides indiquée par HMIMINA (1986): l'exposition des chrysalides à 15°C provoque un arrêt de développement. De même, FOLEY (1981) fournit une valeur théorique de 14,8 °C.

Les valeurs limites maximales de température permettant le développement de l'insecte sont moins bien documentées que les valeurs minimales. HMIMINA (1986), signale qu'aucun spermatophore n'est observé dans la bourse copulatrice de femelles accouplées à une température continue de 34°C. A une température continue de 38 °C, HMIMINA (1986) observe sur une population marocaine une mortalité totale des stades œuf, larvaire et nymphal. Pour cette même température, TWINE (1978) observe une mortalité totale à partir du 5e stade larvaire, sur une population australienne.

2.4. Distribution géographique et plantes-hôtes.

Helicoverpa armigera possède une vaste aire de répartition qui exclut cependant le continent américain. HARDWICK (1965) fait état de la capture d'adultes jusqu'à 59 degrés de latitude nord, mais estime que l'espèce n'est résidente qu'entre les 40e parallèles nord et sud. La sous espèce *communi* est endémique de l'île Canton dans le Pacifique. La sous-espèce *conferta* est rencontrée en Australie et dans les îles du sud-ouest du Pacifique. *H.armigera armigera* est la sous-espèce la plus répandue; elle occupe l'Afrique, l'Europe, l'Asie continentale et le Japon (HARDWICK, 1965).

De nombreux auteurs ont publié des listes exhaustives de plantes hôtes de *H.armigera* dans diverses régions du globe: ZALUCKI *et al.* (1986), OUATTARA *et al.* (1977), GREATHEAD et GIRLING (1989), COLLINGWOOD *et al.* (1981), MOHYUDDIN (1989), MANJUNATH *et al.* (1989), PARSONS (1939), BANPOT NAPOMPETH (1989), MEIERROSE *et al.* (1989). Nous avons réalisé une compilation de ces listes, auxquelles nous avons ajouté des espèces mentionnées dans d'autres travaux (NYAMBO, 1988a; BALLA, 1982; VIETTE, 1967). La liste obtenue (voir annexe) illustre la forte polyphagie du ravageur. Cette liste comprend 175 espèces ou genres, appartenant à 47 familles. Parmi ces 175 plantes hôtes, 78 sont des espèces cultivées.

3. OBJECTIFS DE L'ÉTUDE.

Les éléments d'information relatifs au cycle évolutif de *H.armigera* sont extrêmement peu nombreux et fragmentaires tant dans la zone cotonnière du Burkina Faso que plus généralement dans les zones Soudaniennes et Soudano-guinéennes de l'Afrique de l'ouest. OUATTARA *et al.* (1977), dans un inventaire exhaustif des ravageurs des cultures au Burkina Faso, ont relevé la présence de *H.armigera* sur les plantes-hôtes suivantes: petit mil, citronnier et oranger, tomate, tabac, sésame, niébé et cotonnier. Les premiers chercheurs ayant travaillé sur la culture cotonnière dans le pays ont reconnu très tôt la présence de *H.armigera*, et ont noté que les attaques principales se manifestaient en début octobre (DEBRICON et THIERRY, 1965). La nuisibilité de *H.armigera* pour la tomate est également reconnue dans le pays, mais aucune information relative aux fluctuations saisonnières des populations du ravageur n'est disponible. *H.armigera* n'est actuellement pas considéré comme un ravageur dangereux des agrumes au

Burkina Faso (données FLEX FASO). En dehors de ces quelques éléments épars, nous n'avons pu relever aucune autre donnée relative à la nature des plantes-hôtes de *H. armigera* au Burkina Faso et aux périodes d'activité du ravageur sur celles-ci.

Pour avoir été intensivement étudié, le cycle évolutif de *H. armigera* est par contre beaucoup mieux connu dans les autres régions du monde: Europe méridionale, Australie ou Afrique du Nord, de l'Est et Australe.

Dans le sud de la France (sud du 45^e parallèle), *H. armigera* est un ravageur du maïs et de la tomate actif de fin mai à fin octobre (POITOUT et BUES, 1979). En automne, une partie des populations reste sur place à l'état de chrysalides en diapause, l'autre partie effectue une migration vers le sud via les cols pyrénéens. Au printemps, la reprise d'activité se fait lors de l'émergence d'adultes issus des populations diapausantes et de l'arrivée d'adultes immigrants originaires de régions situées au sud des Pyrénées.

Dans la région de Casablanca au Maroc (34 °N), HMIMINA (1986) indique la présence de 4 générations de la mi-mai à fin octobre. La survie de la noctuelle durant l'hiver est assurée par des chrysalides entrées en diapause en automne. La reprise d'activité s'effectue au printemps après rupture de la diapause.

En Australie, dans la vallée de la Namoi (30°S), *H. armigera* se développe en 4 générations de septembre à mars sur blé, coton, sorgho et tournesol principalement (WARDHAUGH *et al.* 1980). Les chrysalides formées lors de la dernière génération entrent en diapause durant l'hiver pour émerger au printemps (WILSON *et al.*, 1979; ROOM, 1983). Dans le Queensland, région plus proche de l'équateur (24°S), KIRKPATRICK (1961) indique également que la période principale d'activité s'étend de septembre à avril, mais que des populations se maintiennent sur des hôtes variés (cultivés ou non) durant le reste de l'année.

Sur le périmètre irrigué de la Gezira au Soudan (14 °N), *H. armigera* est principalement actif durant la saison des pluies. Après un développement effectué sur hôte sauvage lors des premières pluies, le ravageur attaque l'arachide, le coton et le sorgho d'août à octobre. Durant la saison sèche, l'activité est faible (BALLA, 1982). BOWDEN (1973) émet l'hypothèse d'une colonisation du périmètre par l'arrivée d'adultes immigrants transportés depuis le sud par la Zone de Convergence Inter Tropicale. HACKETT et GATEHOUSE (1982a) ont également montré qu'une faible proportion de chrysalides entraient en diapause en novembre et que cette diapause était capable de se maintenir durant toute la saison sèche, jusqu'aux premières pluies.

En Tanzanie (2,5°S), la présence d'une saison sèche marquée entraîne la disparition des cultures pluviales durant les mois de juillet à novembre. REED (1965a) avait montré que *H. armigera* restait en diapause nymphale d'août à septembre, sortait de diapause et colonisait des hôtes sauvages lors de l'apparition des premières pluies et colonisait ensuite les cultures pluviales. Plus récemment, NYAMBO (1988a) a montré que l'extension des cultures maraîchères irriguées (tomate) et du pois-chiche (cultivé de juin à septembre) permettait maintenant au ravageur de maintenir son activité toute l'année en lui offrant une succession d'hôtes continue.

Travaillant en Afrique Australe, PARSONS (1939) décrit une situation similaire dans le Transvaal. La noctuelle maintient une activité continue en colonisant successivement les cultures irriguées ou pluviales et des espèces spontanées. Une réduction d'activité est toutefois observée durant la saison sèche fraîche (mai à juillet) où une partie des populations se maintient en diapause et l'autre colonise des hôtes spontanés.

En Ouganda (sur l'équateur), dans une région sans saison sèche marquée, COAKER (1959) a étudié le cycle évolutif d'*H.armigera* dans un système de culture à 2 cycles culturaux par an. Dans ces conditions, la noctuelle ne présente pas d'arrêt d'activité, colonisant successivement les différentes cultures de l'assolement, COAKER supposant l'existence d'hôtes spontanés relais durant l'intervalle entre deux cultures de la rotation.

L'étude de ces différents cas de figure permet de distinguer plusieurs types de situations.

En climat équatorial, les conditions climatiques sont en permanence favorables au développement de *H.armigera*, la disponibilité des plantes-hôtes est continue, l'insecte peut se maintenir en activité toute l'année.

Dans les régions tropicales et subtropicales présentant une saison sèche, le ravageur attaque les cultures pluviales durant la saison des pluies. La période hostile représentée par la saison sèche est franchie (a) grâce à une colonisation de la végétation spontanée, au prix d'une forte réduction d'activité, (b) en recourant à la diapause, (c) par des déplacements de plus ou moins grande amplitude entre agroécosystèmes ou entre zones écologiques.

En zone tempérée, les basses températures rendent impossible le maintien en activité de l'insecte durant l'hiver. La survie est alors assurée par la diapause nymphale et des mouvements migratoires nord-sud peuvent également se produire au printemps et en automne.

Ces différentes stratégies - diapause, migration et colonisation de la végétation spontanée - ne s'excluent pas et peuvent être utilisées par *H.armigera* simultanément et de manière complémentaire dans une même zone écologique. L'influence de la diapause apparaît toutefois plus importante dans les zones tempérées que dans les régions tropicales (HARDWICK, 1965; ROOME, 1979).

Nous savons déjà que *H.armigera* occupe deux types d'agroécosystèmes asynchrones dans la zone cotonnière du Burkina Faso. Les cultures pluviales - vivriers et coton - offrent au ravageur des hôtes potentiels entre les mois de juillet et novembre, tandis que les cultures maraîchères peuvent héberger la noctuelle essentiellement en saison sèche, et durant presque toute l'année sur certains périmètres maraîchers péri-urbains. La présence de *H.armigera* n'est pas établie de manière certaine en zone agrumicole.

Compte-tenu de ces éléments, notre étude s'est articulée autour de trois axes.

Dans un premier temps, nous avons réalisé un **suivi des populations adultes et larvaires** dans les différents habitats connus et potentiels de *H.armigera*. Il s'est agi d'identifier les hôtes du ravageur et de

déterminer les périodes d'infestation sur ceux-ci. Nous nous sommes particulièrement attachés à découvrir si l'activité de *H.armigera* était continue dans les différents agroécosystèmes colonisés.

Dans un deuxième temps, après avoir constaté la suspension de l'activité de *H.armigera* durant certaines périodes de l'année, nous avons mis en évidence l'existence d'**arrêts de développement du stade nymphal** dont nous avons étudié les mécanismes d'induction et de rupture.

Enfin, nous nous sommes intéressés aux **flux migratoires** reliant entre elles les populations de *H.armigera* de la région Ouest Burkina Faso / Côte d'Ivoire. L'étude de l'influence de la météorologie sur la dynamique des vols nous a fourni des indices sur les voies et périodes de migration. L'étude de la variabilité génétique de ces populations nous a permis de confirmer l'existence d'importants flux migratoires.

DEUXIÈME PARTIE:

**SUIVI DES POPULATIONS
LARVAIRES ET ADULTES
DE *HELICOVERPA ARMIGERA***

1er CHAPITRE: SUIVI DES POPULATIONS ADULTES ET LARVAIRES.

Les travaux décrits ici ont constitué le préalable indispensable de notre étude, puisqu'il s'est agit de déterminer les périodes d'activité de *H.armigera* dans les différents agroécosystèmes qu'elle occupe. Notre démarche s'est principalement attachée à identifier les plantes hôtes du ravageur et à suivre la dynamique de ses populations adultes et larvaires.

1.SUIVI DES POPULATIONS ADULTES ET LARVAIRES EN SYSTÈME DE CULTURE PLUVIAL

1.1. Matériel et méthodes.

1.1.1. Suivi des populations larvaires sur les cultures.

Le village de Boni (voir Figure 1, page 9) a été choisi pour le suivi des populations larvaires sur hôtes cultivés, en raison de sa situation en plein centre de la zone cotonnière et de son accessibilité aisée en toutes saisons.

Les principales cultures présentes en zone cotonnière ont été suivies: coton [*Gossypium hirsutum* L.], maïs [*Zea mays* L.], sorgho [*Sorghum bicolor* (L.) Moench race *guinea*], arachide [*Arachis hypogea* L.], niébé [*Vigna unguiculata* L.]. L'échantillonnage des populations a été réalisé sur les champs paysans situés à proximité immédiate du village. Ces parcelles étaient en général de faible taille, moins de 0,5 ha. Les parcelles retenues appartenant à des paysans, les cultures de coton et de niébé étaient soumises à des traitements insecticides.

Dix parcelles ont été suivies pour chaque culture. Sur chacune de ces parcelles, 25 plants - choisis au hasard le long de la diagonale - ont été observés chaque semaine. Le stade phénologique des cultures a également été relevé lors de ces observations hebdomadaires.

Lors du début de la campagne agricole, nous avons procédé chaque décade à un recensement des dates de semis des différentes cultures, sur les parcelles situées le long d'un transect traversant la zone de culture du village. Les parcelles retenues pour les observations ont ainsi pu être choisies de manière à être représentatives de la distribution des dates de semis pratiquées par les paysans.

1.1.2. Suivi des populations larvaires sur la végétation spontanée.

L'objectif de ce suivi était principalement de déterminer si *H.armigera* utilisait des plantes-hôtes parmi la végétation spontanée afin de se maintenir en activité durant les périodes où elle n'infestait pas ses hôtes cultivés.

Les observations ont également été menées sur le village de Boni. La première période de suivi a débuté en février 1993, pour s'achever en septembre 1993. La seconde période s'est étendue de novembre 1993 à août 1994.

Durant la saison sèche, les recherches ont exclusivement concerné des espèces arbustives de savane, quasiment aucune plante herbacée n'étant en effet capable de survivre à la rigueur de la sécheresse régnant

à cette période de l'année. La recherche de larves était effectuée chaque semaine sur deux zones de savane, représentatives de la végétation environnante. Les observations étaient réalisées sur toutes les espèces qui étaient au stade floraison ou fruits verts. Dans la mesure du possible, 20 plants de chaque espèce étaient examinés, à raison de 10 inflorescences ou fructifications sur chaque plant.

Lors de l'arrivée des premières pluies, les observations ont été étendues aux premières espèces herbacées débutant leur végétation à cette période. L'espèce *Cleome viscosa* L. (Capparidaceae), très commune sur le terroir de Boni, a particulièrement retenu notre attention pour son appartenance à un genre déjà signalé comme importante plante-hôte de *H. armigera* en Tanzanie (REED, 1965b). Espèce rudérale levant dès les premières pluies, *C. viscosa* est une adventice présente sur les parcelles cultivées, mais également le long des routes et à proximité des villages (LE BOURGEOIS, 1993). Les observations ont été poursuivies durant la saison des pluies jusqu'à l'installation du ravageur sur ses plantes-hôtes cultivées.

1.1.3. Suivi des vols.

Afin de pouvoir déterminer les périodes de vol, trois pièges à phéromone ont été installés sur le village de Boni. Les 3 pièges étaient distants entre-eux de plus d'un kilomètre. La faible taille des parcelles paysannes a permis de placer les pièges de manière à trouver à proximité l'ensemble des différentes cultures échantillonnées ainsi qu'une zone de savane. Le modèle de pièges utilisé, confectionné à partir de bouteilles en plastique, s'est inspiré de celui développé par JACTEL et VAISSAYRE (1988) pour *Cryptophlebia leucotreta* (Meyrick) et *Pectinophora gossypiella* (Saunders) (voir Figure 6). Les pièges, placés sur un piquet à 1,5 m du sol, étaient remplis d'eau additionnée de liquide vaisselle pour noyer les papillons attirés.

Les capsules de phéromones employées (d'origine Biosystèmes France) étaient imprégnées d'un mélange de 97 pour cent de (Z)-11-hexadecenal et 3 pour cent de (Z)-9-hexadecenal (NESBITT *et al.*, 1980). Le renouvellement des capsules intervenait tous les mois. Les captures étaient relevées tous les jours.

1.2. Résultats.

1.2.1. Suivi des populations sur hôtes cultivés.

►1991:

Un démarrage rapide de la saison des pluies (mois de mai très arrosé) a permis la réalisation de semis précoces. La Figure 7 présente les durées des cycles de floraison des cultures. Les premières floraisons sont observées sur les parcelles d'arachide (mi-juin), puis sur le niébé et le maïs (début juillet), sur le coton (mi-juillet) et enfin sur le sorgho (fin août). La floraison se poursuivant le plus tardivement est celle du coton, qui se prolonge jusque mi-novembre. A cette époque, la plante produit encore une (faible) floraison, mais le pâturage par le bétail après la récolte entraîne l'arrêt de la production de fleurs.



Figure 6 - Modèle de piège à phéromone utilisé pour le suivi des populations d'adultes de *H. armigera*.

La Figure 8a fournit la dynamique des populations larvaires et adultes.

Les premières larves de *H. armigera* sont observées sur le coton, le 8 juillet. C'est sur cette plante que l'infestation dure le plus longtemps, puisque des larves sont observées jusqu'au 22 novembre. L'infestation maximale est observée entre la fin-septembre et le début octobre, avec une densité maximale de 34 larves sur 250 plants le 24 septembre.

Sur le maïs, l'infestation de *H. armigera* débute au 18 juillet et se prolonge jusqu'au 5 septembre. Les densités larvaires observées sont faibles, avec un maximum de 6 chenilles pour 250 plants le 8 août.

Sur niébé, seuls quelques individus isolés ont été observés. Aucune larve n'a pu être observée sur l'arachide ni sur le sorgho.

Le nombre de papillons capturés dans les pièges a été faible (12 du 15/6/91 au 31/5/92). En début de saison pluvieuse, aucun papillon n'est capturé. Le premier à être capturé est un individu unique, piégé le 10/8. A compter de cette date, et jusqu'au début du mois d'octobre, aucun papillon n'est piégé, alors que

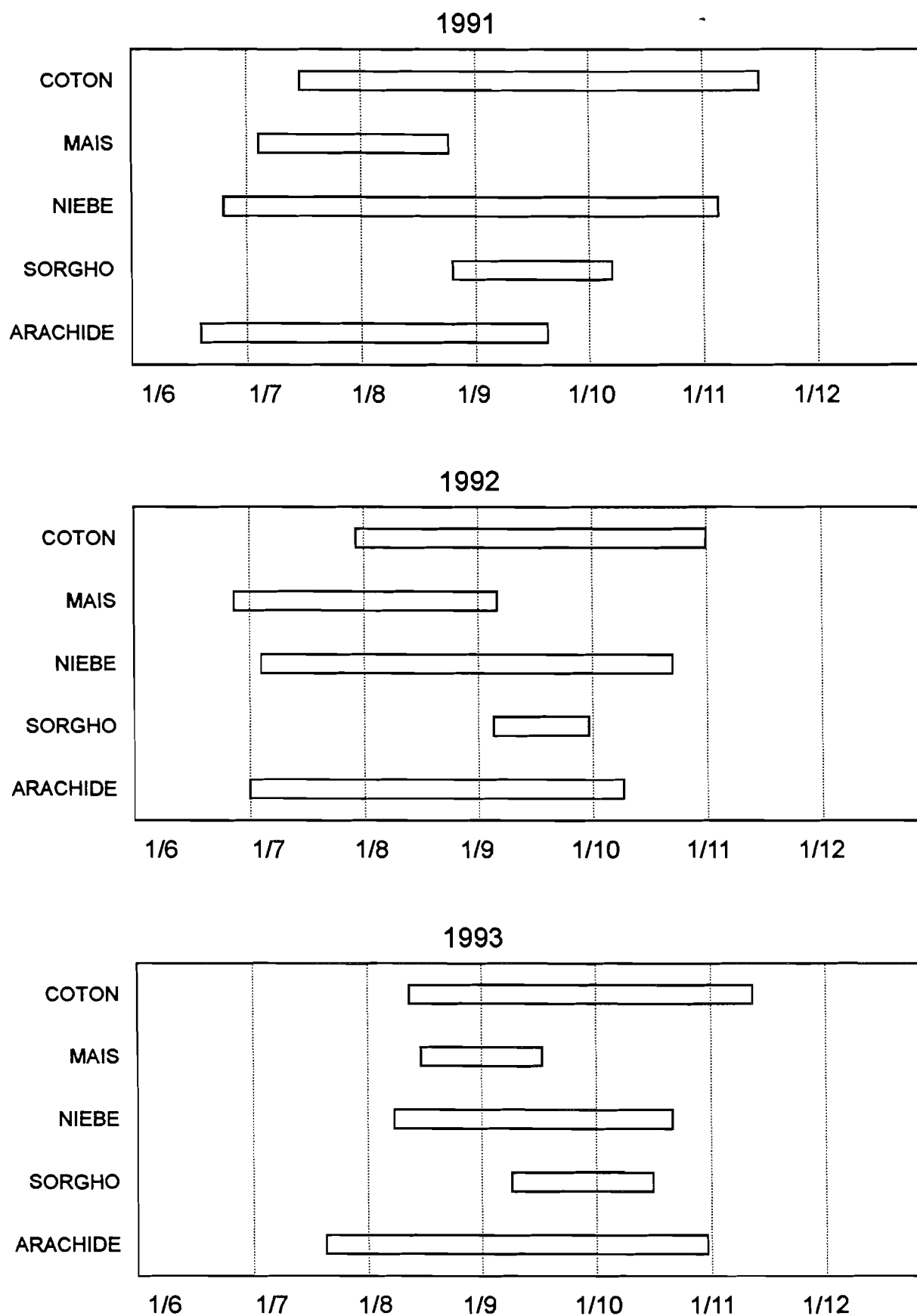


Figure 7 - Périodes de floraison des parcelles suivies.

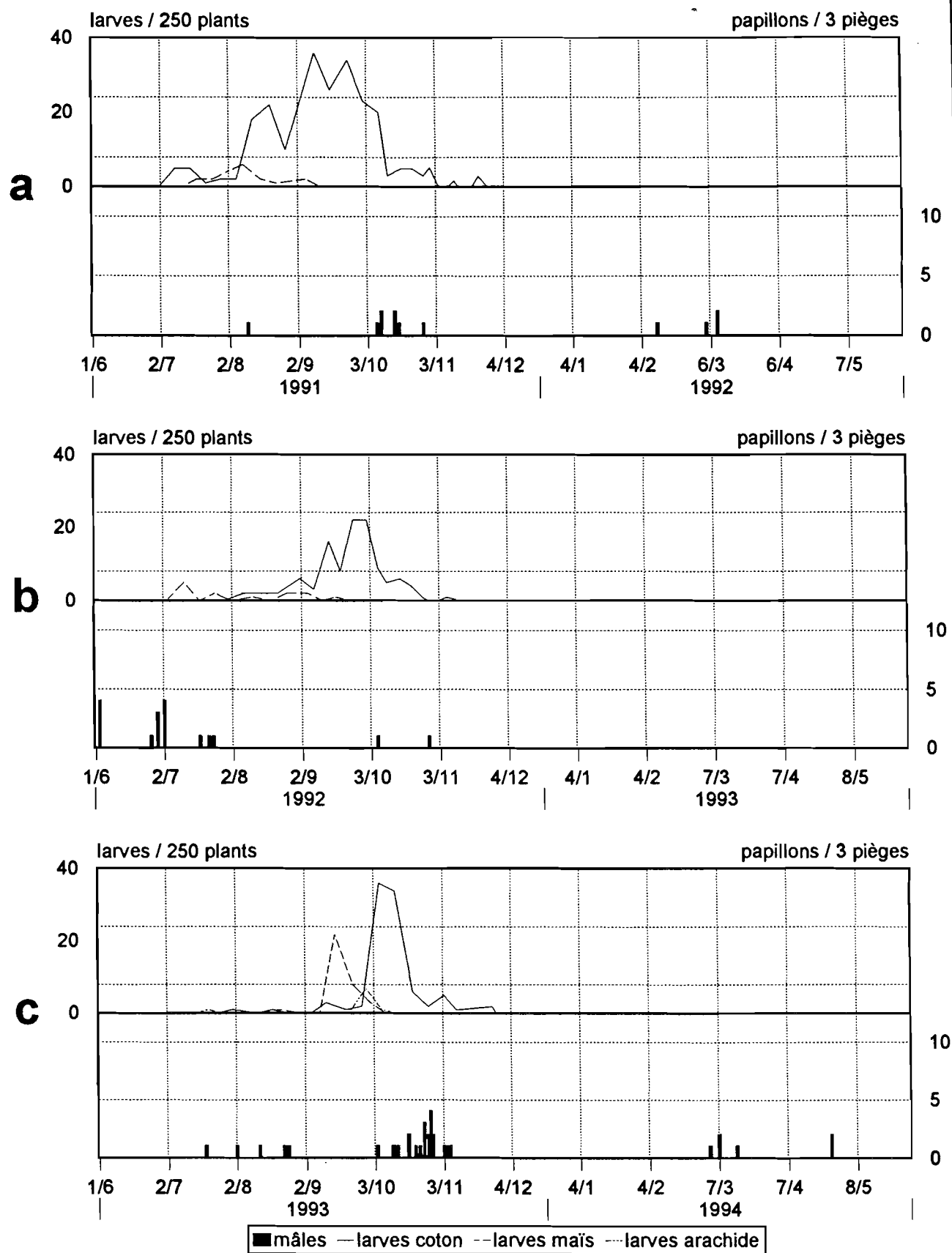


Figure 8 - Dynamiques des populations adultes et larvaires en agroécosystème pluvial (a: 1991-1992; b: 1992-1993; c: 1993-1994).

les populations larvaires sont à cette époque à leur maximum sur le coton. Les captures ne reprennent qu'entre le 7/10 et le 28/10 (6 papillons piégés), à un moment où les populations larvaires subissent une forte régression avant de disparaître. En pleine saison sèche, entre le 11/2 et le 9/3/92, 4 adultes sont capturés, alors que la dernière larve a été observée sur coton le 22/11/91.

►1992:

La Figure 7 présente la répartition des floraisons des différentes cultures en 1992.

Les premières floraisons débutent fin-juin/début-juillet, pour le maïs, le niébé et l'arachide. La floraison du coton ne débute qu'en août, et celle du sorgho se déroule durant le mois de septembre. Le coton est la culture prolongeant le plus tard sa floraison, puisque celle-ci s'achève fin octobre. Les cycles de floraison observés sont ici similaires de ceux de 1991. On note simplement 15 jours de retard dans le cycle de l'arachide et du coton. En raison d'un moindre étalement des dates de semis, la floraison de coton ne s'étale que sur 3 mois, au lieu des 4 mois observés en 1991.

La Figure 8b présente la dynamique des populations adulte et larvaires en 1992.

Le maïs héberge les premières populations larvaires, à compter du 11 juillet. Les attaques se poursuivent jusqu'au 17 septembre et les densités larvaires restent faibles, avec un maximum de 5 larves pour 250 plants le 11 juillet.

Sur coton, les premières attaques sont notées le 7 août. Elles culminent du 25 septembre au 1er octobre - avec 22 larves pour 250 plants - et s'achèvent le 6 novembre.

Aucune chenille n'a été observée sur sorgho et niébé. Trois ont été recensées sur arachide (respectivement les 8 août, 15 et 21 septembre).

Un premier pic de 4 adultes est observé dans les pièges le 3/6 (les premières larves étant observées le 11/7). Un groupe de 11 papillons est ensuite capturé entre le 26/6 et le 27/7. Aucune capture n'est notée durant les mois d'août et de septembre, alors que d'importantes infestations larvaires se développent. Seuls 2 adultes sont par la suite piégés entre le 6/10 et 29/10, durant la phase de réduction et de disparition des populations larvaires. Aucun papillon n'a été piégé en saison sèche. Un total de 17 adultes a été piégé du 1/6/92 au 31/5/93.

► 1993:

La Figure 7 présente les périodes de floraison des différentes cultures suivies en 1993.

Une installation difficile de la saison des pluies a entraîné la réalisation de semis tardifs. La première culture entrant en floraison est l'arachide, le 20 juillet, suivie par le niébé le 7 août. Le maïs ne débute sa floraison que le 14 août, c'est à dire avec un mois et demi de retard par rapport à ce qui avait été observé en 1991 et 1992. Le coton fleurit à partir du 11 août, avec 15 jours de retard par rapport à 1992 et un mois par rapport à 1991. Il est à noter qu'une forte réduction des superficies en coton a été observée dans le village.

La Figure 8c détaille la dynamique des populations adulte et larvaires en 1993.

Les premières larves sont observées sur l'arachide le 20 juillet, puis sur coton le 31 juillet. Durant la fin juillet et le mois d'août, seuls quelques rares individus isolés sont en fait observés (4 larves toutes cultures confondues). Les premières populations importantes sont observées sur le maïs, à partir du 15 septembre. Sur cette culture, le maximum d'infestation est atteint le 15 septembre avec 22 larves pour 250 plants, soit la densité la plus forte observée sur les trois années de suivi. Les dernières larves sont observées le 1er octobre.

Sur le coton, l'infestation débute le 11 septembre et culmine le 5 octobre avec 36 larves pour 250 plants. L'infestation principale cesse en fin octobre et quelques larves sont observées jusqu'en fin novembre.

Sur l'arachide, et ce pour la première fois, un pic d'infestation culminant à 7 larves pour 250 plants est observé du 29 septembre au 6 octobre. Aucune larve n'a pu être observée sur le niébé ou sur le sorgho.

Un total de 32 papillons est piégé du 1/6/93 au 31/5/94. Un premier groupe de 5 individus est capturé du 19/7 au 25/8, période durant laquelle les populations larvaires sont quasi inexistantes sur les cultures. L'élévation des densités larvaires se produit sur le maïs à partir du 15/9, sans qu'aucune capture d'adultes ne puisse le laisser prévoir. En fait, aucune capture n'est observée durant tout le mois de septembre, alors que les populations larvaires atteignent leur maximum sur le maïs. De même, lorsque le pic larvaire apparaît sur le coton (entre le 27/9 et le 5/10), aucune capture préalable de papillons n'est enregistrée. Il faut attendre le 4/10 pour que des papillons soient à nouveau piégés. Entre le 4/10 et le 6/11, le niveau de capture est important (20 papillons). En saison sèche, 6 adultes sont capturés entre le 3/3 et le 26/4.

1.2.2 Suivi des populations larvaires sur la végétation spontanée.

1.2.2.1. Observations en saison sèche.

Les espèces ligneuses fleurissant en saison sèche, sur lesquelles ont porté les observations, sont listées dans le Tableau 1. Aucune chenille de *H. armigera* n'a pu être observée sur ces espèces durant les deux saisons sèches suivies. L'adventice *Crotalaria retusa* L. (Fabaceae), très abondante dans les parcelles cultivées, s'est avérée capable de rester verte et de continuer à fleurir durant la saison sèche, jusqu'en fin mars. GREATHEAD et GIRLING (1989) signalent le genre *Crotalaria* parmi les plantes-hôtes de *H. armigera* en Afrique de l'Est et Australe, tandis que BHATNAGAR et DAVIES (1978) n'observent aucune attaque sur *C. retusa* en Inde. Nous n'avons pu observer aucune chenille de *H. armigera* sur cette plante, bien qu'elle héberge durant la saison sèche d'importantes populations de chenilles d'une espèce non déterminée.

aucune attaque sur *C.retusa* en Inde. Nous n'avons pu observer aucune chenille de *H.armigera* sur cette plante, bien qu'elle héberge durant la saison sèche d'importantes populations de chenilles d'une espèce non déterminée.

1.2.2.2. Suivi en début de saison des pluies.

En 1993, le suivi réalisé sur *Cleome viscosa* a permis de détecter la présence de chenilles de *H.armigera* du 2/8 au 23/8 (voir Figure 9).

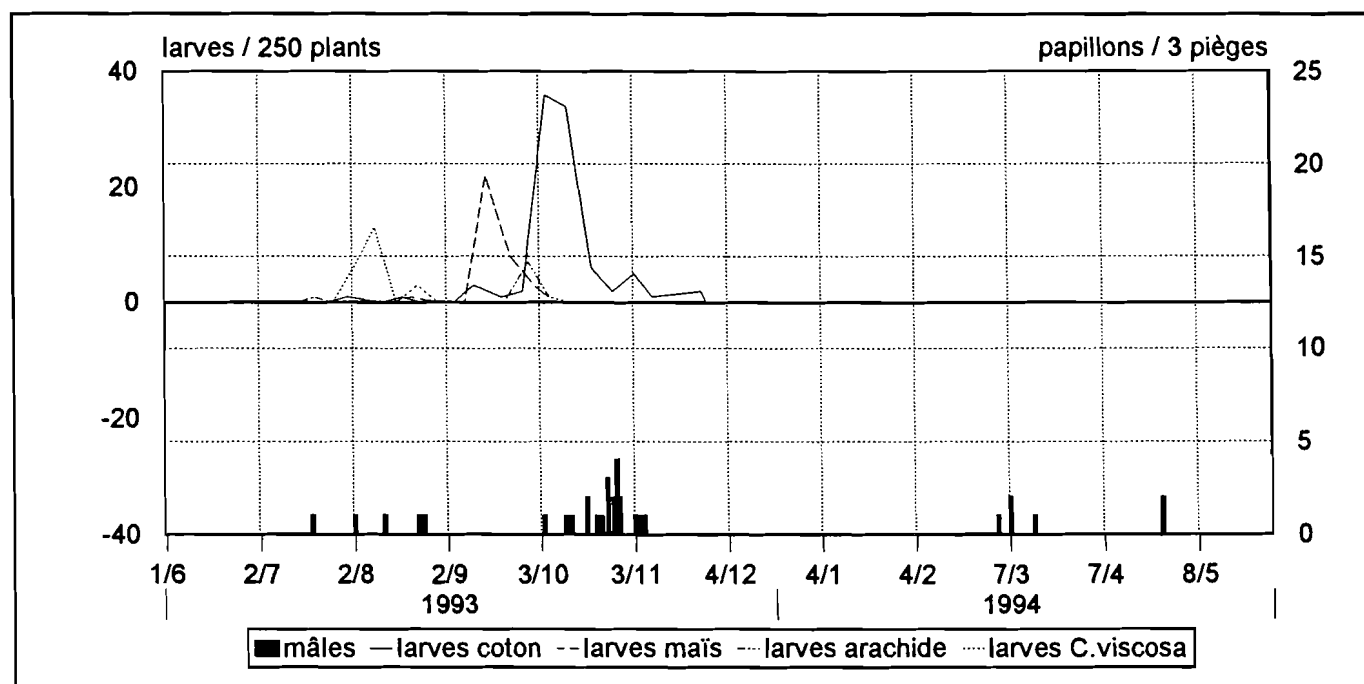


Figure 9 - Dynamique des populations adultes et larvaires sur cultures pluviales et sur *C.viscosa* en 1993.

Durant cette période, les populations larvaires sur les cultures sont restées très faibles, les premières parcelles de coton ayant débuté leur floraison le 14/8 et celles de maïs le 11/8. Débutant son cycle dès les premières pluies, *Cleome viscosa* a donc joué le rôle de relais et permis aux premières populations larvaires de se développer.

En 1994 (voir Figure 10) les premières chenilles sont apparues sur *C.viscosa* le 25/6. Des populations larvaires se sont maintenues durant tout le mois de juillet, avec un pic de 8 chenilles pour 250 plants le 2/7. A partir du 3/8 aucune chenille n'a pu être observée sur cette plante.

Lors d'observations ponctuelles, quelques autres plantes herbacées adventices se sont révélées pouvoir héberger des larves de *H.armigera*. L'espèce hébergeant les populations les plus importantes du ravageur est *Leucas martinicensis* Ait. (Labiatae). D'autres espèces jouent un rôle plus secondaire: *Triumfetta*

En 1994 (voir Figure 10) les premières chenilles sont apparues sur *C.viscosa* le 25/6. Des populations larvaires se sont maintenues durant tout le mois de juillet, avec un pic de 8 chenilles pour 250 plants le 2/7. A partir du 3/8 aucune chenille n'a pu être observée sur cette plante.

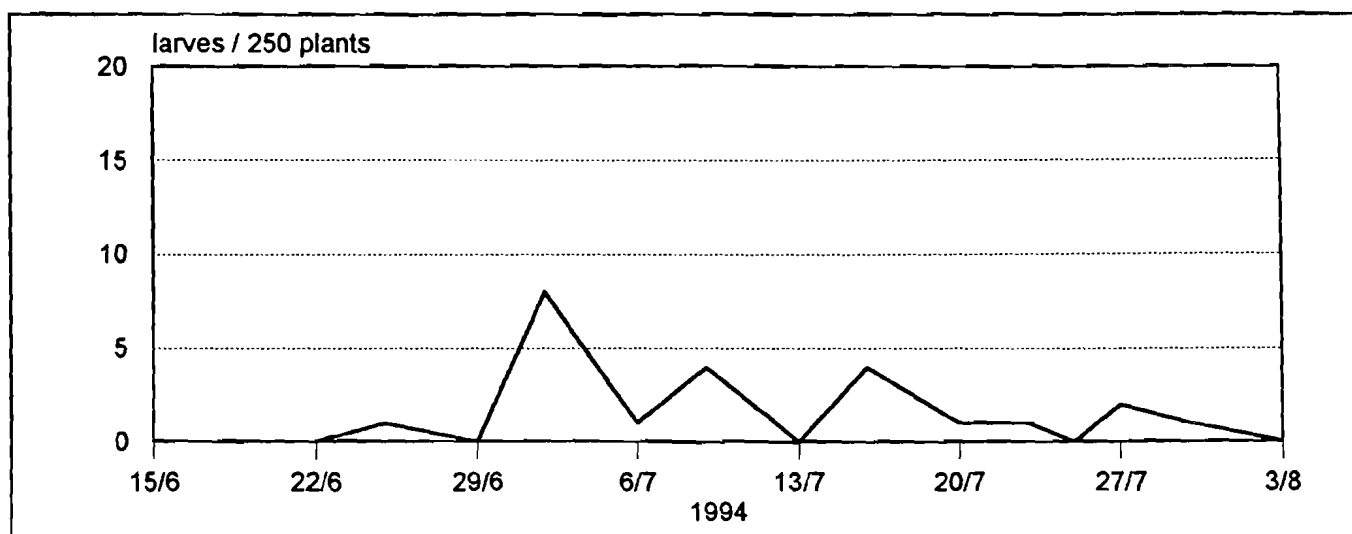


Figure 10 - Dynamique des populations larvaires de *H.armigera* sur *C.viscosa* à Boni en 1994.

Lors d'observations ponctuelles, quelques autres plantes herbacées adventices se sont révélées pouvoir héberger des larves de *H.armigera*. L'espèce hébergeant les populations les plus importantes du ravageur est *Leucas martinicensis* Ait. (Labiatae). D'autres espèces jouent un rôle plus secondaire: *Triumfetta pentadra* A. Rich. (Tiliaceae), *Hyptis spicigera* Lam. (Labiatae), *Ipomoea eriocarpa* R.Br. (Convolvulaceae), *Sesbania pachycarpa* DC. (Papilionaceae). Les attaques sur ces espèces se produisent à la même époque que les infestations sur hôtes cultivés. Hormis les cas de *T.pentadra* et *H.spicigera*, ces espèces ou ces genres ont déjà été signalés comme hôtes de *H.armigera* (ZALUCKI *et al.*, 1986; GREATHEAD et GIRLING, 1985; PARSONS, 1939).

1.3. Discussion.

1.3.1. Plantes-hôtes et périodes d'infestations larvaires de *H.armigera*.

Durant les trois années de suivi, les infestations larvaires sur les cultures ont débuté au cours du mois de juillet et se sont achevées début novembre.

En 1993 où les dates de semis ont été tardives, l'adventice *Cleome viscosa* a joué un rôle de relais en hébergeant les premières infestations importantes durant le mois d'août. En 1994, cette plante a hébergé le ravageur à partir de la fin du mois de juin et durant tout le mois de juillet. Nos observations rejoignent celles de REED (1965b) et NYAMBO (1988a) en Tanzanie, où une espèce du genre *Cleome* joue également un rôle important dans le cycle évolutif de *H.armigera* en accueillant les premières populations en début de saison des pluies.

Le coton constitue l'hôte cultivé privilégié du ravageur. C'est sur cette culture que la durée d'occupation est la plus longue et que les densités larvaires observées sont les plus fortes, malgré les traitements insecticides pratiqués par les paysans. Le maïs constitue le second hôte par ordre d'importance, les densités larvaires observées y sont plus faibles que sur le coton. Le niébé est un hôte secondaire qui n'a été attaqué qu'en 1991 et ne représente que de très faibles superficies. L'arachide est rarement attaquée et le sorgho ne l'est pas du tout.

Nous avons pu constater au cours de notre étude que le niveau des populations observées sur l'arachide était très faible. L'arachide est pourtant fréquemment désignée dans la littérature comme la cible de fortes attaques de la part de *H.armigera* (TOPPER, 1987a; MANJUNATH *et al.* 1989; GILLIER et SILVESTRE, 1969). Certains auteurs soulignent par contre la faiblesse des attaques sur cette culture (COAKER, 1959; WARDHAUGH *et al.* 1980). CAMPBELL *et al.* (1982) ont pu mettre en évidence, entre variétés d'arachide, des différences de sensibilité à *Helicoverpa zea*. D'après ces auteurs, les variétés les moins sensibles seraient capables de maintenir les populations du ravageur à des niveaux faibles. Ces résultats sont à rapprocher des observations de KOSHIYA et PATEL (1987) qui notent en Inde une importante mortalité inexplicée des deux premiers stades larvaires sur l'arachide. Les contradictions concernant le statut de l'arachide vis à vis de *H.armigera* pourraient s'expliquer par l'existence chez cette plante d'un facteur de résistance à l'insecte, de niveau variable suivant les variétés cultivées.

De nombreux auteurs signalent l'importance du sorgho comme plante-hôte de *H.armigera*: TOPPER (1987a), NYAMBO (1988a), KISHORE et JOTWANI (1971), BALLA (1982), WARDHAUGH *et al.* (1980)... Il est à première vue surprenant de n'avoir observé aucune attaque sur le sorgho lors de notre étude. VALENTINE (1954) signale que les attaques du ravageur sont les plus fortes sur les variétés de sorgho à panicule compacte. DOGGET (1964) s'est intéressé au niveau des attaques de *H.armigera* sur différentes variétés de sorgho, en fonction de leur type de panicule. Les conclusions auxquelles il aboutit montrent que les variétés à panicule compacte et pendante sont les plus attaquées, et les variétés à panicule dressée et ouverte les moins attaquées. Pour DOGGET, ces différences seraient dues d'une part à un niveau de prédation par les oiseaux plus élevé sur panicule dressée, et d'autre part à la protection fournie par les panicules compactes contre les parasitoïdes et les prédateurs. A titre de vérification, nous avons effectué des sondages sur diverses variétés améliorées de sorgho cultivées sur une parcelle de la station de Farako-Bâ (Bobo-Dioulasso). Les variétés à panicules ouvertes se sont révélées indemnes de toute attaque, tandis que les variétés à panicule compacte, du type *caudatum*, hébergeaient jusqu'à 6 chenilles par panicule. Au Burkina Faso, les variétés traditionnellement cultivées par les paysans sont du type *guinea*, à panicule très ouverte, ce qui explique l'absence d'attaques sur le sorgho dans notre zone. En Tanzanie, NYAMBO (1988a) note que le remplacement des variétés traditionnelles par des variétés améliorées à panicule compacte ou semi-compacte s'est accompagnée par une augmentation de l'incidence de *H.armigera* dans le pays.

1.3.2. Relations entre la phénologie des plantes-hôtes et la dynamique des infestations.

Les travaux de PARSONS et ULLYET (1934) et de PARSONS (1940) ont souligné l'étroite relation existant entre l'oviposition de *H. armigera* et la floraison de ses plantes-hôtes. Pour chacune des parcelles de maïs et de coton suivies durant nos trois années d'étude, nous avons calculé les coefficients de corrélation liant respectivement les dates de début et fin floraison aux dates d'apparition et de disparition des populations larvaires. Les résultats obtenus sont consignés dans le Tableau 2.

Tableau 2 - Corrélations liant les infestations larvaires à la floraison du coton et du maïs (voir texte).

	coefficient de corrélation r	nombre de paires d'observations
début floraison mâle maïs x 1ère larve maïs	0,957 **	20
fin floraison mâle maïs x dernière larve maïs	0,817 **	20
début floraison coton x 1ère larve coton	0,694 **	28
fin floraison coton x dernière larve coton	0,356	28
** significatif au risque α de 1 pour cent		

Il existe une forte corrélation significative entre la phénologie du maïs et le déroulement des infestations sur cette culture. En moyenne, les premières larves sont observées sur une parcelle $18,7 \pm 3,8$ jours après que les premiers plants aient débuté leur floraison mâle. La durée moyenne de l'infestation larvaire est de $8,5 \pm 4,4$ jours, ce qui indique la présence d'une seule génération sur chaque parcelle de maïs. Notons toutefois que les durées que nous indiquons ici sont approximatives, compte-tenu de la périodicité des observations (7 jours).

Sur le coton, la corrélation liant le début des infestations à l'apparition des premières fleurs, bien que hautement significative, est plus faible que dans le cas du maïs. En moyenne, les infestations larvaires se déclenchent sur une parcelle $22,1 \pm 8,3$ jours après le début de la floraison. Par contre, il n'apparaît pas de corrélation significative entre l'arrêt des attaques et le stade phénologique de la culture.

Ces résultats rejoignent les conclusions de PARSONS et ULLYET (1934) et de PARSONS (1940) qui, chez les plantes-hôtes à floraison courte (maïs, sorgho, soja, agrumes...), ont observé une synchronisation des pics de floraison et d'oviposition ainsi qu'un étroit parallélisme des deux courbes. Pour les espèces à floraison longue (coton, tomate, arachide), ces auteurs indiquent que l'oviposition est limitée à la période de floraison, mais susceptible de débuter après l'apparition des premières fleurs ou de s'arrêter avant la fin de la floraison.

Dans le cas du maïs, il existe une relation très étroite entre la phénologie de la plante et le déroulement des infestations (PARSONS et ULLYET, 1934). Observant des densités de femelles fécondées plus fortes dans les parcelles de sorgho et de maïs en floraison que dans les parcelles en cours de maturation, ROOME (1975) a conclu à l'existence d'un stimulus attractif exercé par les plantes en cours de floraison. La sortie des premières inflorescences mâles marque en général le début de l'oviposition et

l'oviposition maximale est obtenue au moment où l'inflorescence mâle est visible sur la totalité des plants (PARSONS, 1940; COAKER, 1959). WARDHAUGH *et al.* (1980) notent que les infestations larvaires se prolongent durant toute la période qui s'étend de l'anthèse à la maturation des épis.

L'action de la floraison du coton sur le déroulement des infestations est nettement moins nette que pour le maïs. L'oviposition est susceptible de débiter avant l'ouverture des premières fleurs (PARSONS, 1940; COAKER, 1959; WARDHAUGH *et al.*, 1980), elle ne se poursuit pas au-delà de la fin de la floraison et son importance est fortement influencée par l'effet de diversion que peuvent effectuer les cultures présentes à proximité (PARSONS, 1940). Dans notre situation, nous avons observé que la disparition des dernières populations larvaires sur le coton n'était pas corrélée à la fin de la floraison. La production de boutons floraux et de fleurs du cotonnier subit une forte diminution après l'arrêt des pluies, mais ne cesse totalement que lorsque les plants ont été pâturés par le bétail entre novembre et décembre. Les organes floraux et fructifères présents en novembre hébergent des populations, parfois très importantes, d'autres noctuelles carpophages du cotonnier: *Earias* spp. Walker et *Diparopsis watersi* (Rothschild), alors que les fortes attaques de *H. armigera* cessent au plus tard en fin octobre (voir à titre d'exemple la Figure 11).

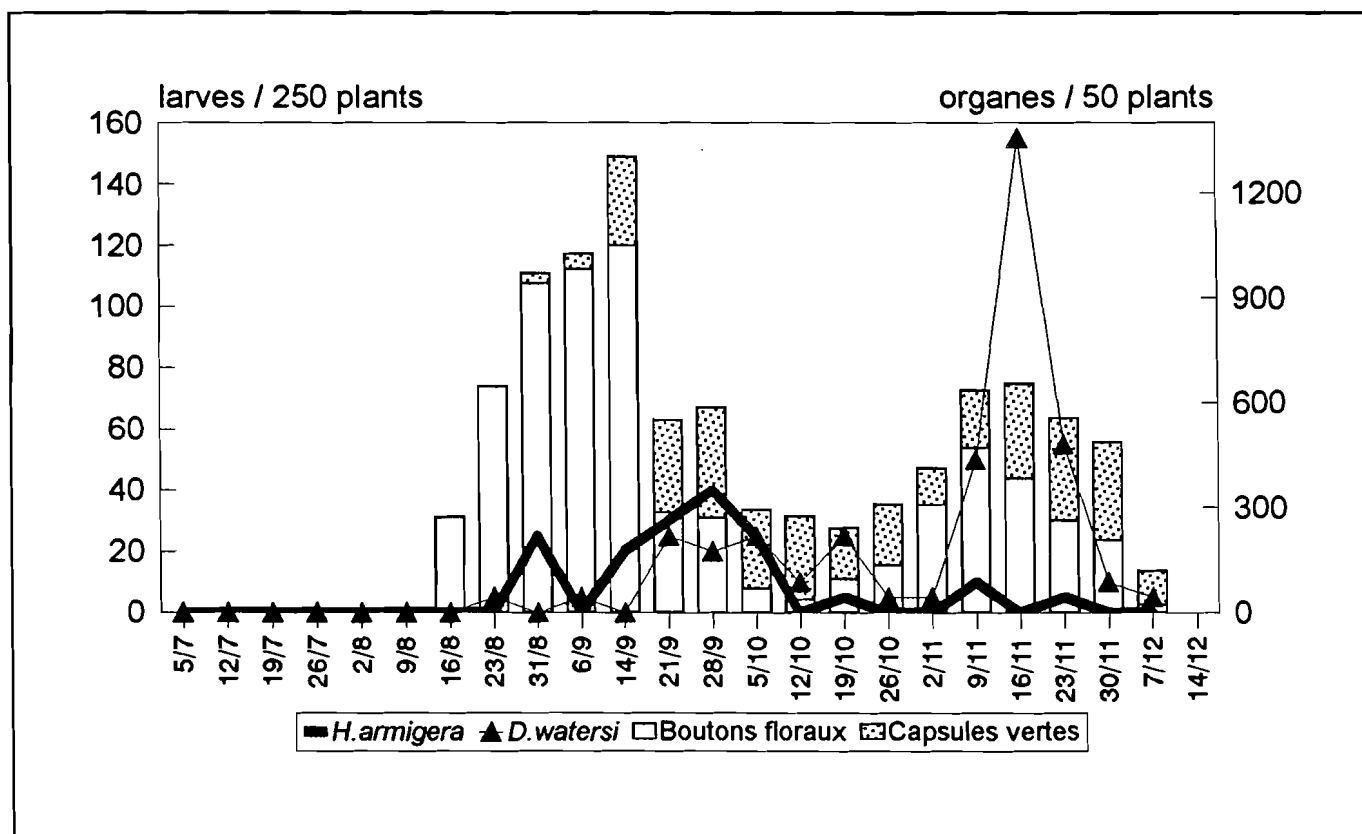


Figure 11 - Infestations larvaires de *H. armigera* et *D. watersi* en relation avec la phénologie du cotonnier (parcelle non traitée, Boni 1993).

Ces observations peuvent être rapprochées de celles faites au Soudan, où TOPPER (1987a) observe un arrêt des infestations larvaires sur le coton en fin octobre début novembre, alors que la floraison des

cotonniers est à son maximum. TOPPER fournit deux explications possibles à ce phénomène (a) l'arrivée à maturité du sorgho et de l'arachide, qui sont les seules sources des femelles pondant sur le coton à partir du mois de septembre et (b) le possible effet des applications de pesticides sur le coton qui interdirait l'obtention d'adultes à partir de larves se développant sur cette culture. Aucune de ces deux hypothèses ne peut être retenue dans nos conditions. Nos observations personnelles démentent la seconde hypothèse, tandis que le sorgho et l'arachide ne jouent quasiment aucun rôle de plante-hôte pour *H. armigera* dans notre zone d'étude. Dans notre situation, l'arrêt des infestations alors que les cotonniers pourraient encore héberger des populations larvaires ne peut s'expliquer que par une suspension de l'activité du ravageur dans la zone cotonnière à partir du début du mois de novembre. Nous reviendrons dans ce qui va suivre sur les explications possibles de ce phénomène.

1.3.3. Attractivités relatives du coton et du maïs pour *H. armigera*.

Indépendamment du stade phénologique, il existe entre les plantes-hôtes des différences d'attractivité vis à vis des femelles en cours d'oviposition. JAYARAJ (1982), en Inde, indique ainsi le classement suivant, en ordre décroissant d'attractivité: pois d'Angole, pois chiche, tomate, coton, piment, sorgho.

Plusieurs auteurs considèrent en fait le coton comme relativement peu attractif pour l'oviposition et ont souligné que le volume des pontes sur cette culture dépendait fortement de l'effet de diversion exercé par les cultures voisines, principalement le maïs et parfois le sorgho (PARSONS, 1939, 1940; REED, 1965b; NYAMBO, 1988a).

Afin de vérifier l'existence de cette relation maïs-coton dans nos conditions, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre les densités larvaires hebdomadaires sur les deux cultures (voir Tableau 3). Le calcul a été réalisé sur les données des 3 années, après une transformation $\ln(X+1)$ des données. Les relevés situés avant le début de la floraison du coton ont été éliminés.

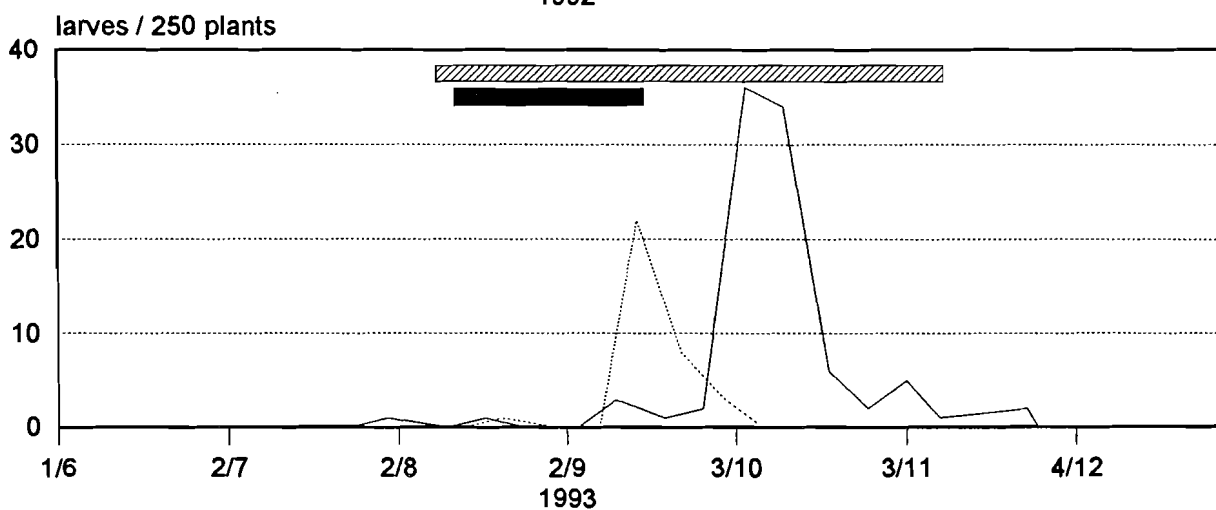
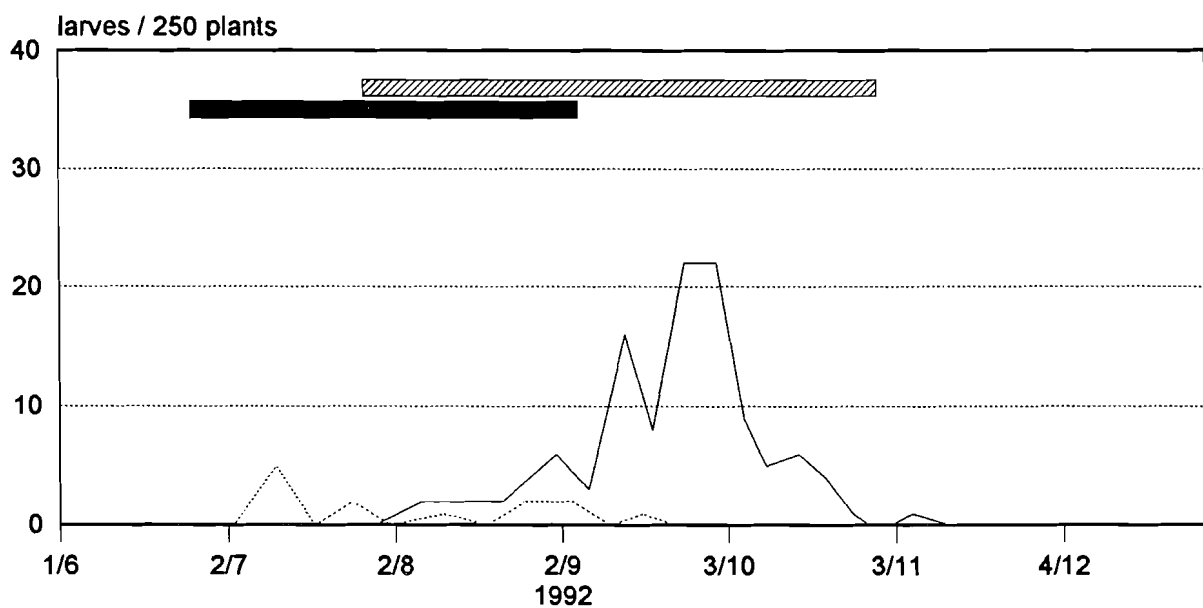
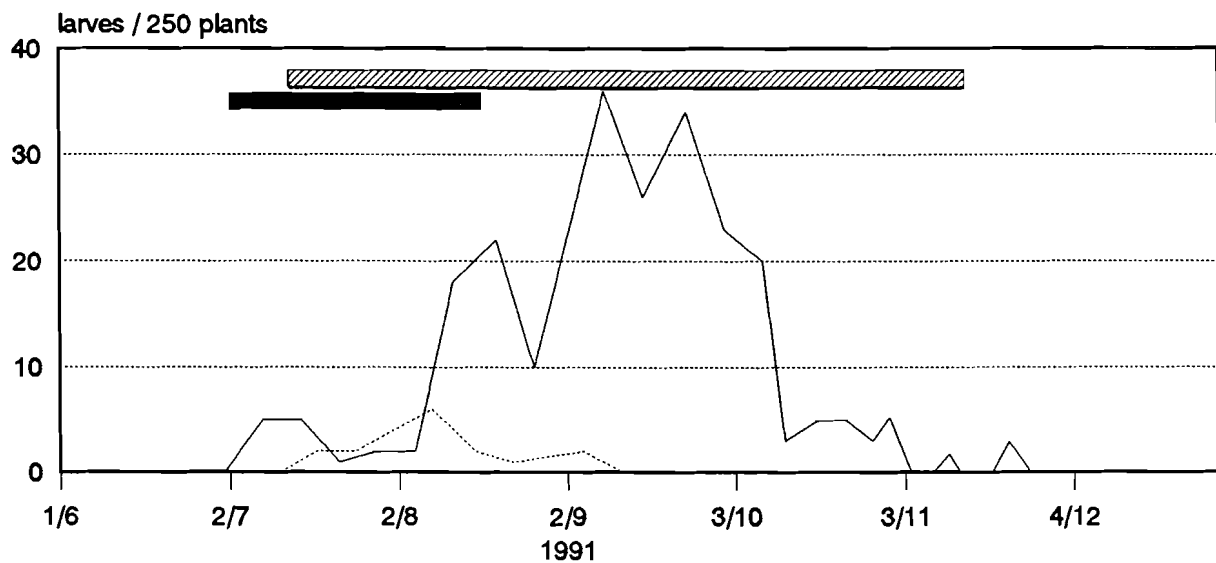
Tableau 3 - Corrélations liant les densités des populations larvaires sur le coton et le maïs (voir texte).

période considérée	coefficient de corrélation r	nombre de paires d'observations
totalité de la floraison du coton	-0,375 *	40
accroissement des populations sur le coton	-0,589 **	28

* significatif au risque α de 5 pour cent.

** significatif au risque α de 1 pour cent.

Le coefficient de corrélation obtenu en considérant la totalité de la phase de floraison du coton est de -0,375 (significatif au risque α de 5 pour cent). Si on élimine les données correspondant à la phase de décroissance des populations larvaires sur le coton, le coefficient de corrélation obtenu est alors de -0,589 (significatif au risque α de 1 pour cent). Il existe donc bien dans nos conditions une corrélation négative entre le niveau des attaques sur le maïs et celui observé sur le coton. Tant que le maïs est attractif, les populations larvaires sur cotonnier restent à un niveau faible. Dès que l'attractivité du maïs



— larves coton larves maïs ■ floraison mâle maïs ▨ floraison coton

Figure 12 - Effet de diversion exercé par le maïs par rapport au coton.

faiblit, les attaques se reportent sur le cotonnier. Cette relation est parfaitement illustrée par la série de graphiques suivante (voir Figure 12), où l'on peut constater que le pic d'infestation larvaire observé sur le coton entre la mi septembre et la mi octobre ne se produit qu'à partir du moment où la période de floraison mâle du maïs s'achève.

Cet effet de diversion a permis à PARSONS (1939) d'utiliser le maïs comme plante-piège pour réduire les pontes sur le coton cultivé en monoculture intensive, en réalisant des semis de maïs échelonnés de manière à présenter un stade attractif durant toute la période de floraison du coton. Dans le système de culture pratiqué sur le village de Boni (coexistence de parcelles de maïs et de coton de faible taille) l'effet plante-piège est involontairement reproduit, puisque les parcelles de maïs exercent un effet de diversion durant approximativement le tiers du cycle de floraison du coton. Ces conclusions sont à rapprocher des observations faites en Afrique du Sud par PARSONS (1939) qui note que les effets de diversion, dus aux associations de cultures pratiquées par les petits paysans sur des parcelles de faible taille, permettent d'observer des niveaux de population de *H. armigera* plus faibles que sur le coton cultivé sur les fermes industrielles de monoculture intensive.

Toutefois, comme le souligne FITT (1989), l'effet du maïs peut également être considéré comme négatif, dans la mesure où les populations qu'il héberge vont se reporter massivement sur le coton lorsque le maïs n'est plus attractif. Au Malawi, MATTHEWS et TUNSTALL (1968) considèrent ainsi que le pic d'infestation qu'ils notent sur le coton dérive des populations se développant sur le maïs, où aucune mesure de lutte n'est prise. Dans nos conditions, nous avons bien observé un pic d'infestation sur le coton qui apparaît lorsque les attaques cessent sur le maïs, mais il n'est effectivement pas possible de déterminer si ce pic est dû à l'arrêt de l'effet de diversion du maïs ou au report sur le coton des populations du maïs. Ce rôle ambivalent du maïs se retrouve dans les observations de VALENTINE (1954) qui note que les attaques de *H. armigera* sur le coton décroissent avec l'éloignement par rapport au maïs, alors que RENS (1977) fait la constatation exactement inverse.

Au travers de ces différents travaux, il apparaît que le maïs exerce successivement un effet positif, tant que son attractivité reste supérieure à celle du coton, puis un effet négatif lorsque les populations qui s'y sont développées se reportent sur le coton. Compte-tenu des faibles densités larvaires en général observées sur le maïs, il est probable que cet effet de report sera négligeable tant que le rapport des surfaces coton / maïs sera suffisamment important. Par contre, il est probable qu'une parcelle de coton isolée au milieu de parcelles de maïs aura fortement à souffrir de cet effet de report.

Au Swaziland, dans un système de culture coton-maïs, MORTON (1979) a étudié la possibilité de supprimer les premiers traitements pratiqués sur le coton, durant la période de floraison mâle des parcelles de maïs. La technique utilisée, consistant à choisir comme signal de début des traitements la fin de la floraison mâle des parcelles de maïs voisines, a permis de réaliser des économies de traitements dans un quart des cas étudiés.

1.3.4. Relations entre les captures d'adultes et la dynamique des populations larvaires.

Les profils des courbes de piégeage d'adultes ont présenté quelques caractéristiques communes durant les trois années de suivi. Un premier groupe de papillons est capturé durant la première partie de la saison des pluies, hormis en 1991 où aucune capture n'a été enregistrée à cette époque. En 1992, ce premier vol a été observé de début juin à fin juillet. En 1993, il s'est déroulé de la mi-juillet à la fin août.

Durant les trois années, la période du mois de septembre (et même du mois d'août en 1992) s'est caractérisée par un arrêt total des captures. Les fortes augmentations des populations larvaires observées à cette époque (sur maïs en 1993, sur coton en 1991 et 1992), n'ont été précédées d'aucun pic de captures. Les captures ne reprennent qu'à partir du début du mois d'octobre, durant la phase de diminution des infestations larvaires sur le coton.

En 1992 et en 1994, des papillons ont été capturés en pleine saison sèche, entre début février et fin avril, alors qu'aucune population larvaire n'a pu être détectée en zone cotonnière à cette époque.

Les captures d'adultes par piégeage phéromonal se sont avérées délicates à relier à la dynamique des populations larvaires. Le Tableau 4 présente, pour les 3 années de l'étude, les corrélations existant entre les populations larvaires hebdomadaires (cumul toutes cultures) et les captures hebdomadaires d'adultes.

Tableau 4 - Coefficients de corrélation entre le nombre de larves sur cultures pluviales (toutes cultures confondues) et le nombre de captures d'adultes par piégeage phéromonal (transformation $\text{Ln}(x+1)$).

année (nombre de semaines d'observation)	décalage entre les captures d'adultes et la population larvaire (semaine)					
	0	-1	-2	+1	+2	+3
1991 (22)	0,2976	0,0886	-0,2688	0,3761	0,5051 *	0,5244 *
1992 (23)	-0,3446	-0,2158	-0,2386	-0,2067	-0,2648	-0,3190
1993 (24)	0,5292 *	0,3474	-0,0284	0,7676 **	0,7403 **	0,4568 *

* significatif au risque α de 5 pour cent

** significatif au risque α de 1 pour cent

Les corrélations ont été calculées entre les populations larvaires et les captures d'adultes de la même semaine (décalage nul), ainsi qu'avec ceux capturés une à deux semaines avant (décalage négatif) ou une à trois semaines après (décalage positif). Une transformation $\text{Ln}(x+1)$ a été appliquée aux données.

Une seule corrélation significative est enregistrée entre les populations larvaires et les captures d'adultes les précédant de 0, 1 ou 2 semaines. Les corrélations significatives les plus nombreuses concernent les adultes capturés 1 à 3 semaines plus tard, hormis en 1992 où aucun coefficient de corrélation n'est significatif. Nous discuterons dans ce qui suit (paragraphe 4.2.) la signification de ces résultats

2. SUIVI DES POPULATIONS LARVAIRES ET ADULTES SUR PÉRIMÈTRE MARAÎCHER.

2.1. Matériel et méthodes.

Le suivi des populations larvaires de *H. armigera* a été réalisé sur le périmètre maraîcher de Kunima, situé à la périphérie de Bobo-Dioulasso. Ce périmètre d'une centaine d'hectares a été choisi en raison de sa proximité et de la grande variété de cultures qu'il abrite (SANOU, 1989).

Les cultures suivies ont été principalement la tomate et le gombo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench, Malvaceae). Des observations ponctuelles ont été réalisées sur haricot vert, chou vert et aubergine. Pour chaque culture, 10 parcelles étaient suivies du début de leur floraison jusqu'à leur maturité. 25 plants ont été examinés sur chaque parcelle, 2 fois par semaine. Les parcelles suivies, appartenant à des paysans, étaient soumises à une protection insecticide relativement anarchique (calendrier de traitement, matières actives, doses...).

Deux pièges à phéromone, du même modèle que ceux employés en zone cotonnière, ont été installés sur le périmètre.

2.2. Résultats.

La tomate est l'hôte privilégié du ravageur. Seules de faibles populations ont été observées sur gombo, haricot vert, aubergine et chou. Les attaques sur ces plantes-hôtes ne se sont jamais produites à des périodes où le ravageur était absent de la tomate.

►1991-92:

L'évolution des populations larvaires et adultes en 1991-92 est détaillée par la Figure 13a.

Une première infestation s'est produite à partir du mois de juin (la date précise n'est pas connue, l'infestation ayant débuté avant les premières observations). Ces attaques se sont poursuivies jusqu'au 20 août. Le maximum de densité larvaire a été noté le 11 juin, avec 8 larves pour 250 plants. Du 27 août au 9 octobre, les attaques ont totalement cessé. A partir du 14 octobre, l'infestation a repris, pour culminer le 2 janvier avec 48 larves pour 250 plants. Après le 27 mars, seules quelques chenilles isolées sont observées durant les mois d'avril et mai.

Entre le 11 juin 1991 et le 31 mai 1992, 255 papillons ont été capturés dans les pièges. Durant la saison des pluies 1991, le niveau de capture a été très bas, seuls 2 adultes ont été piégés le 24/6 et le 27/7. Il faut ensuite attendre le 27/9 pour qu'un papillon isolé soit capturé. Les captures n'ont en fait débuté de manière continue que le 9/10, pour cesser le 25/3. Par la suite, 6 individus ont encore été capturés en avril, suivis par 3 le 22/5. Il est à noter la présence d'un pic important entre le 2/3 et le 13/3. Durant ce pic étalé sur 12 jours, 100 papillons ont été capturés, soit 39 pour cent des captures de l'année.

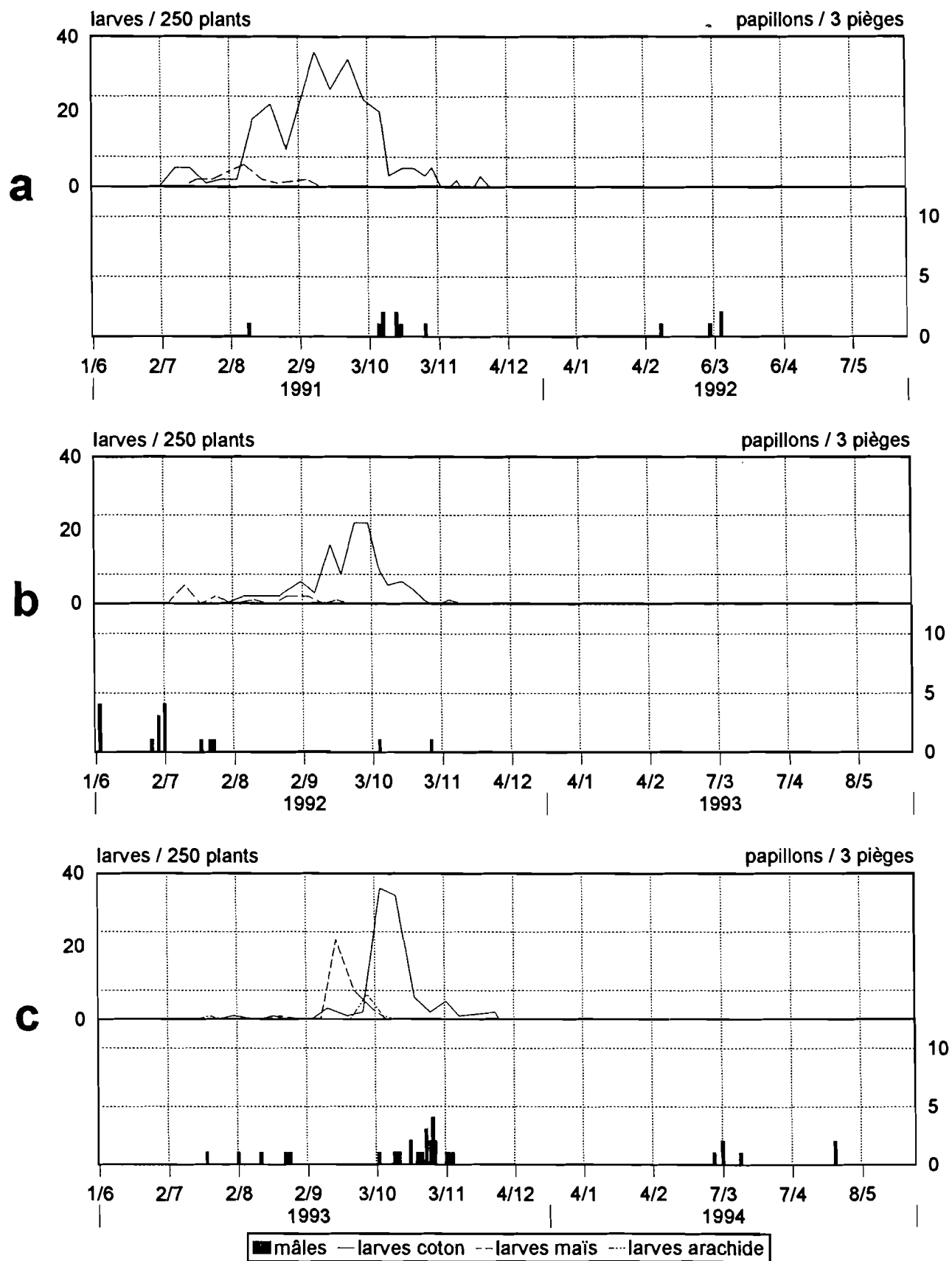


Figure 13 - Dynamique des populations larvaires et adultes sur la tomate (a: 1991-1992; b: 1992-1993; c: 1993-1994).

►1992-93:

La Figure 13b détaille la dynamique des populations adultes et larvaires en 1992-93.

La première phase d'infestation a débuté le 15 juin et s'est poursuivie jusqu'au 27 juillet. La densité maximale a été observée le 1er juillet avec 12 larves pour 250 plants. A la différence de la campagne précédente, le ravageur n'a pas totalement disparu par la suite. Des larves isolées ont été observées durant la période s'étendant du 29 juillet au 23 septembre. La phase d'infestation principale a débuté le 29 septembre, pour culminer le 13 janvier (46 larves pour 250 plants) et s'achever le 26 mars. Une infestation de niveau faible s'est toutefois maintenue en avril. Il a fallu attendre le 30 avril pour observer un arrêt total des attaques.

Bien que les populations larvaires aient été du même niveau, le nombre de captures a été bien plus faible en 1992-93 qu'en 1991-92 (63 adultes, soit 4 fois moins). Du 8/6 au 1/7, un premier groupe de 18 adultes a été capturé. Deux papillons isolés sont ensuite piégés les 14 et 25 juillet. Les captures ont cessé en août et septembre. Quelques adultes ont alors été piégés par intermittence du 3/10 au 24/5. Cette année encore, un pic est observé entre le 26/2 et le 1/3 (24 papillons).

► 1993-94:

La Figure 13c détaille la dynamique des populations adultes et larvaires en 1993-94.

En saison des pluies, les infestations ont débuté le 24/6. Le pic d'infestation s'est situé le 7/7, avec 10 larves pour 250 plants. Les populations se maintiennent ensuite en dessous de 5 larves pour 250 plants durant les mois d'août et septembre. Ce niveau de population est plus important que ceux observés durant les campagnes précédentes à la même époque. En début de saison sèche, la densité larvaire est restée faible d'octobre à décembre, en fluctuant entre 5 et 10 larves pour 250 plants. Le niveau des populations s'est élevé rapidement à partir du 19/1, pour culminer à 39 larves pour 250 plants le 31/1. Ce pic d'infestation a été plus tardif que les années précédentes. A compter du 15/3, les densités larvaires sont passées sous la barre des 10 larves pour 250 plants. La dernière larve a été observée le 13 mai.

Le nombre d'adultes capturés a été du même niveau qu'en 1991-92 (268 individus). La première vague de captures se produit en début de saison des pluies, du 5/6 au 21/7. En août et en septembre, les captures cessent totalement, avant de reprendre le 7/10. Entre le 30/10 et le 7/12, alors que les infestations larvaires se maintiennent à un niveau constant, aucun papillon n'est piégé. Les captures reprennent alors le 8/12 et cessent le 13/4. Quelques individus sont encore piégés entre le 5/5 et le 26/5. Un important pic de capture (93 papillons) est observé entre le 9/3 et le 23/3.

2.3. Discussion.

Le déroulement des infestations larvaires a été similaire durant les trois campagnes. On observe une première infestation d'intensité modérée qui débute durant le mois de juin et se poursuit jusque fin juillet ou fin août. Le mois de septembre, et éventuellement d'août (en 1992), voit se produire une régression plus ou moins forte des populations, qui peuvent disparaître totalement (1991) ou se maintenir à des densités faibles. La phase d'infestation principale démarre début ou mi-octobre et s'achève fin mars. Un pic d'infestation important est observé entre début janvier et début février. Durant les mois de mai, ou même d'avril (en 1992), les populations larvaires disparaissent.

Les deux périodes de régression des populations (août-septembre et avril-mai) correspondent à des périodes de recul de la culture de la tomate sous l'effet de la forte pression des maladies cryptogamiques en saison des pluies et du manque d'eau pour les arrosages en saison sèche. Au sein de la zone cotonnière, on observe actuellement un développement de plus en plus important de la pratique du maraîchage en début de saison sèche. De petits jardins (quelques dizaines de m²), qui comportent presque toujours des tomates, sont ainsi maintenus par les paysans jusqu'en janvier ou février grâce à des puits ou grâce à l'humidité résiduelle subsistant dans les bas-fonds. Nous n'avons pas réalisé de suivi régulier des populations larvaires sur ces cultures. Cependant, quelques observations ponctuelles réalisées durant les mois de janvier et février 1992 et 1993 nous ont permis d'observer systématiquement des populations de *H. armigera* sur ce maraîchage de bas-fond. Le périmètre de Kunima possède une alimentation en eau suffisante pour permettre la culture de la tomate sur presque toute l'année. Toutefois, sur d'autres périmètres ou sur le maraîchage de bas-fond, la pénurie d'eau peut se faire sentir dès les mois de janvier-février. Dans ces conditions, la période de disparition des cultures-hôtes, et donc celle de *H. armigera*, est plus longue que ce nous avons pu observer sur Kunima.

Les captures d'adultes au piège à phéromone sur périmètre maraîcher se sont révélées de meilleurs indicateurs de la présence de populations larvaires que ce qui a été observé en zone cotonnière. Cependant, la liaison entre les densités larvaires en parcelle et le nombre d'adultes capturés reste ténue. Le Tableau 4 présente, pour les 3 années de l'étude, les corrélations existant entre les populations larvaires hebdomadaires sur la tomate et les captures hebdomadaires d'adultes. Les corrélations ont été calculées entre les populations larvaires et les captures d'adultes de la même semaine (décalage nul), ainsi qu'avec ceux capturés une à deux semaines avant (décalage négatif) ou une à trois semaines après (décalage positif). Une transformation $\ln(x+1)$ a été appliquée aux données. En 1991-92 toutes les corrélations apparaissent significatives. Par contre, aucune corrélation n'est significative les deux années suivantes. D'importantes anomalies soulignent le peu de fiabilité de ce piégeage dans nos conditions: faiblesse des captures durant toute la campagne 1992-93, absence de captures en août septembre et octobre 1993, quasi-absence de captures en juin juillet et août 1991.

Tableau 5 - Coefficients de corrélation entre le nombre de larves observées sur la tomate et le nombre d'adultes capturés par piégeage phéromonal (transformation $\ln(x+1)$).

année (nombre de semaines d'observation)	décalage entre les captures d'adultes et la population larvaire (semaine)					
	0	-1	-2	+1	+2	+3
1991-92 (44)	0,6736 **	0,7778 **	0,7237 **	0,5650 **	0,4747 **	0,4462 **
1992-93 (48)	0,0449	0,1613	0,0780	0,0299	0,0970	0,2219
1993-94 (48)	0,1806	0,0944	0,1297	0,1699	0,1234	0,1303

* significatif au risque α de 5 pour cent

** significatif au risque α de 1 pour cent

Les profils des captures ont néanmoins présenté quelques caractéristiques similaires durant les trois campagnes. Une première série de captures est enregistrée en juin et juillet. Les captures cessent ensuite, avant de reprendre en début octobre et de se poursuivre de manière plus ou moins continue jusqu'en fin mars. En avril et en mai, quelques individus isolés continuent à être capturés. Chaque année, un pic de capture important a été noté entre la fin février et le début mars.

3. RECHERCHE DE POPULATIONS DE *HELICOVERPA ARMIGERA* EN VERGER D'AGRUMES.

3.1. Matériel et méthodes.

Compte-tenu de la mauvaise accessibilité de la zone agrumicole et de l'incertitude concernant l'utilisation des agrumes comme hôte par *H.armigera*, nous n'avons pas procédé à un échantillonnage systématique des populations larvaires comme évoqué précédemment. Nous avons dans un premier temps cherché à mettre en évidence la présence du ravageur sur agrume. Ce travail a été réalisé par la mise en place, de juin 1991 à juin 1994, de 2 pièges à phéromone sur le périmètre agrumicole de la Guenako près d'Orodara (voir Figure 1 page 8).

De juin 1993 à juin 1994, des observations visuelles mensuelles ont été faites sur oranger (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck). Dix parcelles étaient observées, à raison de 25 arbres par parcelle et 10 branches fructifères par arbre.

3.2. Résultats, discussion.

Un nombre extrêmement faible d'adultes a été capturé dans les pièges (7 en 3 ans). Les observations visuelles n'ont pas permis de mettre en évidence la présence de larves sur *C.sinensis*. Les agrumes n'apparaissent donc pas comme des hôtes importants de *H.armigera* dans notre zone d'étude, bien que OUATTARA *et al.* (1977) aient classé *C.aurantium* et *C.sinensis* parmi les plantes-hôtes de la noctuelle au Burkina Faso. NAGALINGAM (1981) aboutit à des conclusions similaires en Inde, classant *H.armigera* comme ravageur occasionnel et mineur sur *C.sinensis*. Par contre, PARSONS (1940), JONES (1936) et NEWTON (1987) soulignent l'importance des dégâts occasionnés sur *Citrus* spp. en Afrique du Sud.

4. CONCLUSIONS.

4.1. Plantes-hôtes et suivi des populations larvaires.

Le suivi des populations larvaires nous a permis d'identifier les plantes-hôtes principales et les périodes d'activité de *H.armigera* dans l'ouest du Burkina Faso.

En zone cotonnière, les infestations larvaires se limitent à la saison des pluies et s'observent entre juillet et novembre, principalement sur le maïs et le coton. Après la disparition des dernières cultures (coton), les populations disparaissent totalement et la végétation spontanée ne semble pas héberger le ravageur en saison sèche. Par contre, le maraîchage de bas-fond, de plus en plus pratiqué par les paysans de la zone cotonnière en début de saison sèche, peut permettre à des populations du ravageur de se maintenir jusqu'en janvier-février.

En zone maraîchère, la culture-hôte privilégiée du ravageur est la tomate, principalement attaquée en saison sèche. Les premières attaques se produisent courant juin, puis régressent fortement ou disparaissent en août-septembre avant de reprendre de manière continue jusqu'en avril. Durant les mois d'avril-mai, on observe une disparition complète des populations larvaires.

4.2. Piégeage des adultes.

Dans les deux agroécosystèmes, nous n'avons pas obtenu de bonnes relations entre les densités larvaires observées et les nombres d'adultes capturés par piégeage phéromonal. NYAMBO (1989), réalisant un travail similaire au nôtre en culture cotonnière en Tanzanie, conclut également à la faiblesse et à la variabilité de la relation liant le niveau d'oviposition de *H.armigera* sur le cotonnier au nombre de captures par piégeage phéromonal. Pour KEHAT *et al.* (1982), il n'existe pas non plus de relation liant le nombre de captures à la densité larvaire, le rôle du piégeage se limitant à indiquer les risques de forte infestation, sans pouvoir remplacer l'échantillonnage direct.

Par contre, ROTHSCILD *et al.* (1982) ont obtenu en Australie une bonne corrélation entre les captures journalières d'adultes d'*Heliothis* spp. et les décomptes quotidiens d'oeufs sur cotonnier. Bonne tant que les infestations sont fortes, la corrélation observée par ces auteurs diminue cependant dans les contextes d'infestations plus faibles. Au Tadjikistan, KONONENKO *et al.* (1986), exploitant une relation mise en évidence entre captures et populations larvaires, ont pu calculer un seuil de captures (30 adultes par piège en 3 jours) nécessitant la mise en œuvre de mesures de lutte contre les populations larvaires 3 à 6 jours plus tard. En deçà de ce seuil, les auteurs soulignent que le recours à l'échantillonnage direct des populations larvaires reste indispensable.

Il ressort des travaux évoqués ci-dessus que le piégeage phéromonal n'autorise pas une estimation fiable du niveau d'oviposition ou de la densité des populations larvaires, mais permet dans certains cas de prévoir le risque de déclenchement d'une infestation. Au cours de notre étude, il est apparu que ce rôle d'avertissement n'était pas fiable dans nos conditions. Les illustrations les plus flagrantes de ce manque de fiabilité en sont d'une part le niveau de captures quasi nul enregistré sur périmètre maraîcher en

1992-93, et d'autre part l'absence de captures annonçant les pics de populations larvaires de septembre sur cultures pluviales. Cette mauvaise efficacité de notre piégeage pourrait être due à une mauvaise efficacité intrinsèque du matériel de piégeage utilisé ou à l'action de divers facteurs (biologiques ou météorologiques) tendant à réduire cette efficacité. Il est également possible d'envisager l'existence de problèmes de régularité de la qualité des lots de la phéromone commerciale utilisée.

En premier lieu, le modèle de piège que nous avons employé peut ne pas avoir été optimal. Bien que les pièges à eau aient montré leur supériorité sur les pièges à glu (BOURDOUXHE, 1982; ROTHSCCHILD *et al.* 1982), il serait utile de pouvoir comparer l'efficacité de nos pièges à celle d'autres modèles aux performances connues par ailleurs. Deux principaux modèles pourraient être utilisés dans une telle comparaison. Le premier modèle est le piège entonnoir sec développé par KEHAT et GREENBERG (1978), où la capsule de phéromone est suspendue au-dessus d'un entonnoir qui plonge dans un réservoir contenant une plaquette insecticide. Ce type de piège est le plus utilisé en Australie (GREGG et WILSON, 1991) et une de ses variantes a également été adoptée comme piège standard par l'ICRISAT (PAWAR *et al.* 1988). Le deuxième type principal de piège utilisé pour *H. armigera* est le piège cône ou Texas trap (HARTSTACK *et al.* 1979, LINGREN *et al.* 1978) constitué d'un cône inversé surmonté d'une cage.

Malheureusement, il ne semble pas que la supériorité d'un modèle de piège sur les autres soit clairement établie. A titre d'exemple, SAGE et GREGG (1985) ont pu montrer que le piège cône était dix fois plus efficace que le piège englué ou le piège entonnoir (ces derniers n'étant d'ailleurs pas significativement différents entre-eux). A l'inverse, NYAMBO (1988b) semble mettre en évidence une supériorité du piège entonnoir sur les pièges cône et bouteille (ces derniers équivalents entre-eux). NYAMBO note toutefois que le piège bouteille présente le meilleur compromis entre efficacité et aspects pratiques.

La composition de la phéromone de synthèse utilisée peut également avoir joué un rôle dans l'efficacité du piégeage. Les phéromones synthétisées pour *H. armigera* sont constituées d'un mélange de (Z)-11-hexadécenal et de (Z)-9-hexadécenal (NESBITT *et al.* 1979, 1980). L'efficacité du mélange varie en fonction du ratio entre les deux composés. NESBITT *et al.* (1980), à partir de femelles provenant du Malawi, d'Inde et du Soudan, ont défini une composition moyenne de la phéromone. Le ratio moyen obtenu par ces auteurs est de 97 pour cent de (Z)-11-hexadécenal et de 3 pour cent de (Z)-9-hexadécenal. En Israël, KEHAT *et al.* (1980) ont obtenu le meilleur pouvoir attractif au champ avec des mélanges contenant de 90 à 99 pour cent de (Z)-11-hexadécenal. Le ratio de 97:3 a été couramment utilisé dans des travaux de piégeage: en Inde par PAWAR *et al.* (1983 et 1988) et par CHARI *et al.* (1985), en Tanzanie par NYAMBO (1988b), en Israël par KEHAT *et al.* (1982). Cependant, dans ces travaux, l'utilisation de ce ratio de 97:3 s'est faite sans comparaison préalable avec d'autres ratios. Or, en Australie, le ratio utilisé est de 90:10 (ROTHSCCHILD *et al.* 1982), et ce ratio s'avère plus efficace que celui de 97:3 (GREGG et WILSON, 1991). Il apparaît donc envisageable que des différences de réponse à une phéromone de synthèse donnée puissent exister en fonction de l'origine géographique des populations de *H. armigera* considérées. Un tel phénomène existe apparemment chez *Sesamia calamistris* Hampson

(Lepidoptera: Noctuidae), chez qui la phéromone mise au point à partir de souches originaires du Mali est inefficace sur des populations du Sénégal (GOEBEL, 1993). TOTH *et al.* (1992) ont également mis en évidence des différences géographiques dans la composition de la phéromone de *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae). Il est toutefois à noter que NESBITT *et al.* (1980), dans leur analyse de la composition de la phéromone de femelles de *H. armigera* originaires d'Inde, du Malawi et du Soudan, ont observé des fluctuations inter individuelles de la teneur en (Z)-9-hexadecenal (1,7 à 7,9 pour cent de la quantité de (Z)-11-hexadecenal), mais n'ont pas noté d'influence nette de l'origine géographique des papillons.

Le caractère parfois brusque des modifications des conditions météorologiques régnant en zone soudanienne ainsi que la forte amplitude des variations peuvent également être à l'origine de la mauvaise fiabilité du piégeage. Les principaux facteurs météorologiques influençant le piégeage phéromonal sont la vitesse et la direction du vent, la température et l'humidité relative. Leur action individuelle est cependant difficile à cerner (GREGG et WILSON, 1991; DENT et PAWAR, 1988). Dans leur étude, il est apparu à DENT et PAWAR (1988) que les captures tendaient à être favorisées par des vents compris entre 5 et 10 km/h, la température optimale se situant entre 14 et 19°C et l'influence de l'humidité relative étant fortement variable. Par contre, CHARI *et al.* (1985), réalisant une étude similaire sur 2 années en Inde, n'ont observé aucune corrélation significative entre le niveau de captures et les conditions météorologiques, hormis une corrélation négative avec l'humidité relative observée lors de l'une des deux années de l'étude. Si une telle corrélation négative existe réellement, elle pourrait expliquer l'absence de capture en zone cotonnière en août et septembre, mois où l'humidité relative est maximale en climat soudanien. A l'inverse, GREGG *et al.* (1994) observent une corrélation positive entre le niveau de captures et l'humidité relative.

Lors des fortes infestations, la présence d'importantes populations de femelles à proximité du piège pourrait également provoquer un effet de compétition et provoquer une réduction de l'efficacité du piégeage. Un tel effet a déjà été mis en évidence chez *Heliothis virescens* (HARTSTACK et WITZ, 1981) et pourrait également expliquer l'absence de captures avant et durant la période d'infestation maximale en zone cotonnière (mi septembre à mi octobre).

2e chapitre: SUCCESSION DES GÉNÉRATIONS.

Les profils des courbes de dynamique des populations larvaires et adultes que nous venons d'examiner dans le premier chapitre ne permettent pas de distinguer clairement le nombre de générations successives. Nous avons donc tenté d'estimer la durée de ces générations par le calcul.

DURAND (1969) et WORNER (1992) ont rappelé les principes sous-tendant la modélisation du développement des insectes, et plus généralement des organismes sans mécanisme de régulation de la température interne.

La durée (t) nécessaire pour obtenir une quantité de développement (D) d'un stade phénologique de l'insecte est fonction de la température à laquelle celui-ci est exposé (θ). A température constante, on a la relation: $D = v(\theta).t$, où $v(\theta)$ = vitesse de développement (jour^{-1}). Le développement complet est obtenu pour $D = 1$ (valeur arbitraire).

Si la température est variable, elle est dépendante du temps et la relation devient:

$$dD = v(\theta(t)) . dt$$

où: $v(\theta(t))$ = vitesse instantanée de développement.

dD = quantité de développement obtenue durant le temps dt .

La quantité de développement obtenue durant un temps T est alors calculée par:

$$D = \int_0^T v(\theta(t)).dt \quad (1)$$

Dans cette relation, la vitesse instantanée est fonction de la température, et la température est elle-même fonction du temps. La difficulté consiste donc à connaître, (a) la loi liant la vitesse de développement à la température, et (b) les fluctuations au cours du temps des températures subies par l'insecte.

DURAND (1969) a recensé les trois principales méthodes d'approximation permettant d'estimer des quantités de développement à partir des principes que nous venons d'évoquer: la méthode thermophysique, la somme des températures et la somme des coefficients de températures Q_{10} .

Nous n'avons pu trouver aucune référence de l'application de la méthode des Q_{10} aux insectes. Cette méthode semble n'avoir été appliquée qu'aux végétaux, aussi ne nous attarderons nous pas sur son principe.

La technique des sommes de températures est la plus simple des trois méthodes et a été appliquée au développement des insectes par de nombreux auteurs (HMIMINA, 1986; SEVACHERIAN *et al.* 1977). Cette méthode consiste à considérer que la vitesse instantanée de développement est une fonction linéaire de la température, au-delà d'un seuil θ_0 où le développement est nul. La vitesse de développement s'exprime ainsi sous la forme: $v(\theta)=a(\theta-\theta_0)$ lorsque $\theta>\theta_0$. L'équation (1) devient donc:

$$D = \int_0^T a.(\theta - \theta_0).dt$$

Si le développement total $D_t = 1$ est obtenu au bout d'un temps T_t , on obtient la relation suivante:

$$\int_0^{T_t} (\theta - \theta_0) . dt = \frac{D_t}{a} = \frac{1}{a} = \text{constante}$$

La quantité d'énergie nécessaire au développement complet d'un stade de l'insecte, exprimée en degrés-jours, apparaît ainsi constante. Grâce à ce principe, il est possible de déterminer la durée du développement à partir des températures subies au champ par l'insecte. La démarche passe par les étapes suivantes:

-détermination du seuil thermique de développement θ_0 .

-quantification de la quantité de degrés-jours nécessaire au développement complet. Cette quantité est l'inverse de la pente de la courbe $v(\theta)$ (obtenue à partir d'élevages en laboratoire à différents régimes de températures constantes).

-calcul de la quantité de degrés-jours accumulés quotidiennement. La durée du développement est obtenue en sommant les quantités de degrés-heure journalières, jusqu'à obtenir la quantité de degrés-jours totale nécessaire. Le calcul des quantités de degrés-jours quotidiennes peut être réalisé soit à partir de relevés horaires de températures, soit grâce à un modèle simulant les variations de température à partir du minimum et du maximum journaliers, le modèle utilisé étant en général linéaire (SEVACHERIAN *et al.*, 1977) ou sinusoïdal (ALLEN, 1976).

Nous avons vu que cette technique des sommes de température reposait sur l'hypothèse de la linéarité de la relation liant la vitesse de développement à la température. Dans la réalité, la courbe d'évolution de la vitesse de développement adopte un profil du type de celui de la Figure 14.

Si l'on s'éloigne de la plage de température où la relation est linéaire, la technique des sommes de températures n'est plus applicable. Par rapport à un profil linéaire, on observe un ralentissement de la croissance à températures élevées et une valeur plus faible du seuil thermique minimal θ_0 . En conséquence, sous un

régime de températures alternées, la vitesse moyenne de développement sera différente de la vitesse correspondant à la moyenne des températures, si une partie du cycle de température se situe dans la partie non linéaire de la courbe. Si la température minimale est dans la partie non linéaire, on observera une vitesse moyenne supérieure à la vitesse de la température moyenne. Si la température maximale est dans

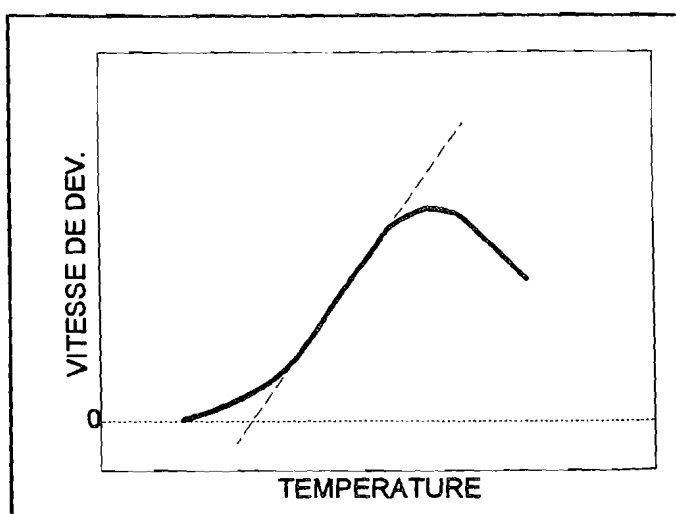


Figure 14 - Profil théorique de l'évolution de la vitesse de développement d'un organisme poïkilotherme avec la température.

la partie non linéaire, on observera l'effet inverse. Cette particularité des modèles de développement non linéaires est dénommée "effet Kaufmann" (WORNER, 1992).

La méthode thermophysiologique (DURAND, 1969) consiste à tourner la difficulté présentée par l'intégration de la relation (1) en décomposant le temps en incréments (en général de 1 ou 2 heures) durant lesquels la température (et donc la vitesse de développement) sont considérés constants.

L'équation (1) prend alors la forme suivante:

$$D = \sum v(\theta(t)) \cdot \Delta t$$

Pour obtenir la durée du développement, les quantités de développement obtenues durant les incréments de temps Δt sont sommées jusqu'à obtenir $D=1$.

Cette technique est considérée comme la plus précise par DURAND (1969) et permet d'utiliser des modèles de développement non-linéaires. Elle nécessite, comme la technique des sommes de températures, de connaître ou de simuler l'évolution horaire des températures subies par l'insecte. Elle nécessite également d'exprimer sous forme mathématique la relation, souvent complexe (voir Figure 14), liant la vitesse de développement à la température. WORNER (1992) a illustré l'importance de l'erreur que peut générer l'approximation mathématique de la courbe $v(\theta)$.

Des travaux de modélisation du développement de *H. armigera* ont déjà été menés en utilisant les deux techniques que nous venons d'évoquer: sommes de températures pour HMIMINA (1986) et méthode thermophysiologique pour ROOM (1983). Confrontés au choix d'une méthode applicable au développement de *H. armigera* dans notre zone d'étude, nous nous sommes orientés vers la méthode thermophysiologique. Ce choix a été dicté par la vaste gamme de températures subie dans notre zone d'étude par les différents stades de l'insecte, qui compromet l'approximation linéaire du développement, et interdit par là même l'utilisation des sommes de températures.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES.

1.1. Relation entre les vitesses de développement et la température.

Plusieurs auteurs ont tenté de caractériser l'effet des températures constantes sur la vitesse de développement des différents stades phénologiques de *H. armigera*.

KAY (1981), pour le développement des oeufs, a comparé les résultats obtenus en utilisant trois types d'équations: linéaire, logistique (DAVIDSON, 1944) et logistique modifiée (PRADHAN, 1946). Bien qu'obtenant des performances très semblables par les trois méthodes (en terme de corrélation), KAY conclut à la légère supériorité de l'équation logistique de PRADHAN.

TWINE (1978) fournit, pour les larves et les chrysalides, des équations linéaires et des logistiques de PRADHAN. Pour la gamme des températures testées (13 à 34 °C), TWINE souligne que les prédictions

de durées de développement obtenues à partir des sommes de températures (dérivées des équations linéaires) ou à partir des équations de PRADHAN, sont également satisfaisantes.

WILSON *et al.* (1979) et FOLEY (1981) ont décrit le développement des chrysalides sans diapause ou en post diapause à l'aide de relations linéaires avec la température. Constatant une accélération significative de la vitesse de développement en températures alternées (24 ± 8 °C) par rapport à celle observée en température constante (24 °C), FOLEY (1981) conclut que l'approximation linéaire n'est valable que dans la gamme de températures de 20 à 32 °C. Nous avons vu précédemment que ceci était la conséquence de l'effet Kaufmann.

Les travaux de HMIMINA (1986) constituent l'étude la plus complète du développement de tous les stades phénologiques de *H. armigera*. Etablissant une comparaison des résultats obtenus avec des régressions linéaires, logistiques de PRADHAN ou polynomiales, HMIMINA conclut que les fonctions polynomiales semblent les mieux adaptées. Ce sont ces dernières fonctions que nous avons utilisées.

Pour calculer la durée des générations, nous avons donc utilisé les travaux de HMIMINA (1986) fournissant la vitesse de développement des divers stades de l'insecte en fonction de la température, en laboratoire sur milieu nutritif artificiel. Pour les oeufs, les larves et les chrysalides, les relations utilisées sont les régressions polynomiales calculées par l'auteur. Pour la durée de préoviposition des adultes, nous avons calculé une régression polynomiale à partir des données brutes indiquées dans ces travaux ($r^2 = 0,974$; $p=0,0012$).

Les relations utilisées sont les suivantes (où θ = température, v = vitesse de développement en jour⁻¹ = 1/durée de développement):

- préoviposition: $v = 0,948 - 0,01552.\theta + 0,00861.\theta^2 - 0,000136.\theta^3$
- incubation de l'oeuf (seuil = 11 °C): $v = 0,2686 - 0,0613.\theta + 0,004.\theta^2 - 0,000059.\theta^3$
- vie larvaire (seuil = 10,5 °C): $v = 0,0513 - 0,00848.\theta + 0,00051.\theta^2 - 0,0000066.\theta^3$
- vie nymphale (seuil = 15,1 °C): $v = -0,0557 - 0,00307.\theta + 0,00063.\theta^2 - 0,0000119.\theta^3$

1.2. Températures.

1.2.1. Températures de l'air.

FYE (1971) a calculé les régressions linéaires reliant les températures obtenues sous abri normalisé et celles existant au niveau des divers organes d'un plant de cotonnier. Les équations obtenues sont toutes différentes entre elles suivant que l'on s'intéresse aux boutons floraux, aux capsules, à l'intervalle bractée-capsule, à l'intervalle bractée-bouton floral, etc ...

ROOM (1983), réalisant un travail similaire au nôtre, a utilisé une moyenne des coefficients des diverses équations de FYE afin d'obtenir une équation moyenne sensée refléter les températures subies par l'insecte à l'intérieur du couvert végétal d'un champ de coton. Bien que semblant a priori apporter une précision accrue, cette démarche reste très imprécise dans la mesure où les différents stades de l'insecte occupent des emplacements différents sur les plants: feuillage pour les adultes (uniquement de jour), jeunes feuilles et bractées pour les oeufs, organes floraux et fructifères pour les larves (ce stade,

extrêmement mobile peut être soumis à des températures très variables). De plus, ne disposant pas de travaux similaires applicables aux autres plantes hôtes du ravageur dans notre zone d'étude (maïs et tomate), nous avons préféré appliquer aux stades aériens de l'insecte les températures de l'air enregistrées sous abri.

En l'absence de station météorologique dans la région de Boni, nous avons utilisé les températures relevées par la station météorologique de l'aéroport de Bobo-Dioulasso (voir Figure 15), distante d'une centaine de kilomètres mais située dans la même zone climatique.

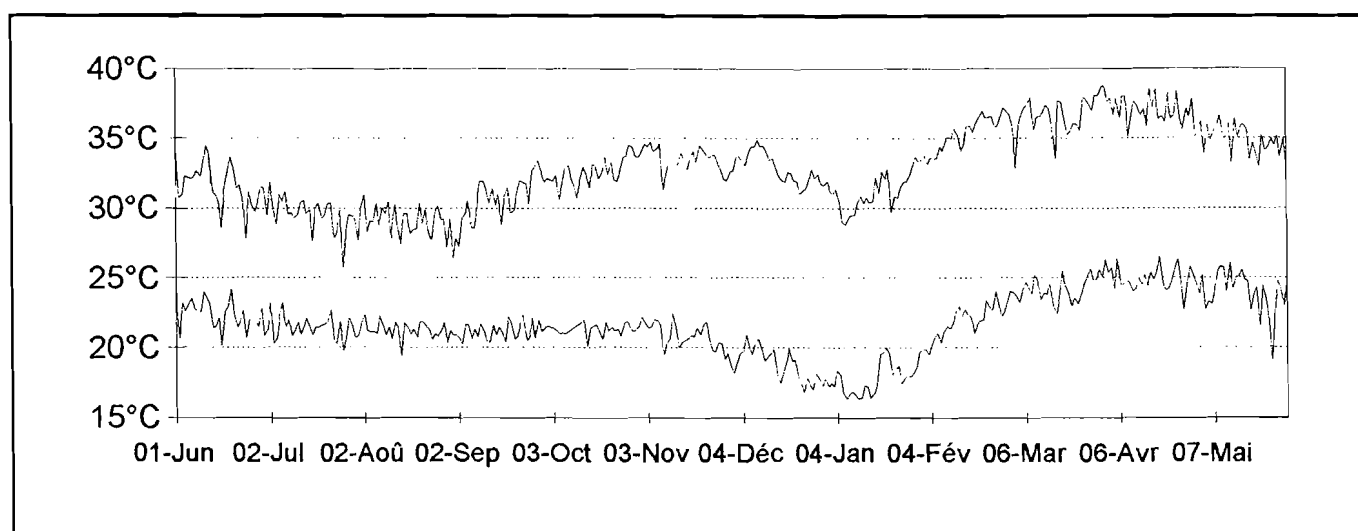


Figure 15 - Moyennes (sur les 3 années d'étude) des températures journalières de l'air minima et maxima à Bobo-Dioulasso.

Nous avons vu précédemment que le recours à la méthode thermophysique nécessitait la connaissance de l'évolution horaire des températures. Deux approches peuvent être utilisées. La première consiste à faire un relevé horaire des températures, la seconde consiste à utiliser un modèle mathématique simulant l'évolution des températures entre les minima et maxima journaliers. Ne disposant pas de relevés horaires, nous nous sommes orientés vers la seconde méthode.

Les modèles mathématiques utilisés pour simuler l'évolution horaire des températures sont variés (ZALOM *et al.*, 1983) et ont en général été développés pour être appliqués à la technique des sommes de températures. Le modèle le plus simple est linéaire: la courbe reliant la température minimum au maximum est une droite (LINDSEY et NEWMAN, 1956; SEVACHERIAN *et al.*, 1977). Les modèles basés sur une évolution sinusoïdale des températures sont également très couramment utilisés, avec plusieurs variantes (ALLEN, 1976; ROOM, 1983). D'autres modèles plus complexes ont également été développés, tels que celui de PARTON et LOGAN (1981) qui mixe une évolution sinusoïdale et une exponentielle. Quelques auteurs ont établi des comparaisons entre ces diverses techniques appliquées aux sommes de températures. De ces travaux, il ne semble pas ressortir de supériorité absolue d'une méthode sur une autre. ZALOM *et al.* (1983) concluent à l'équivalence des différentes méthodes, tandis que PRUESS (1983) recommande l'utilisation d'une sinusoïde et que ALLSOP et BUTLER (1987) obtiennent

les meilleurs résultats en utilisant simplement la moyenne journalière des températures minimum et maximum.

Dans un souci de simplification, nous avons utilisé un modèle linéaire. Les minima et maxima ont été fixés respectivement à 6 h et 15 h. La Figure 16 montre que ce type de modèle est adapté au profil d'évolution des températures existant dans notre zone d'étude.

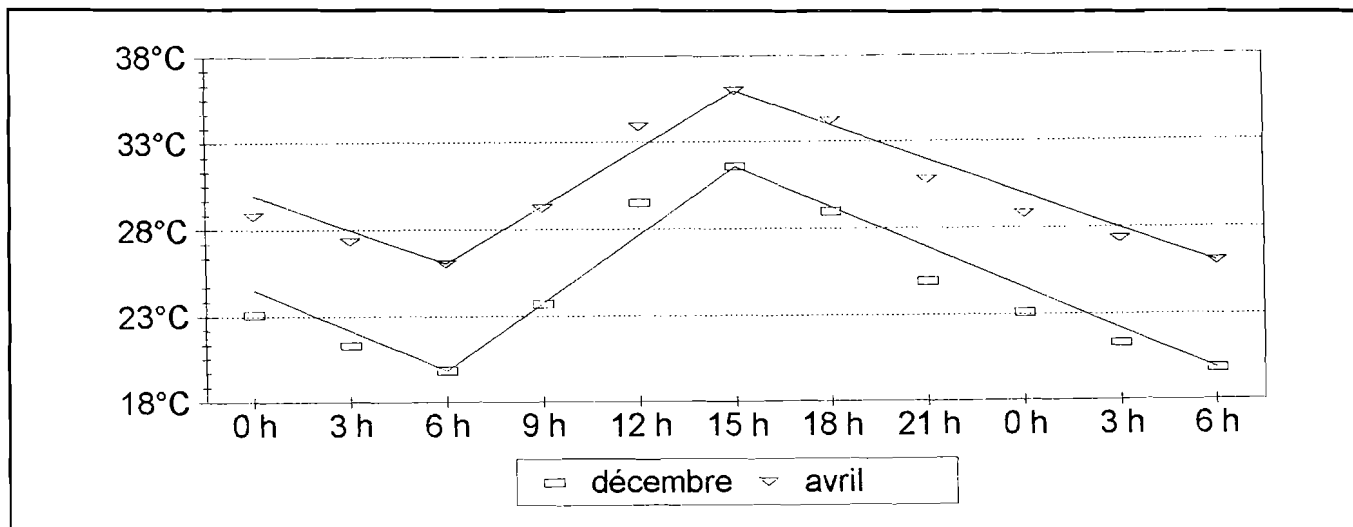


Figure 16 - Exemples de profils d'évolution horaire de la moyenne mensuelle des températures de l'air à Bobo-Dioulasso (moyennes sur 10 ans).

1.2.2. Température du sol en culture pluviale

Les chrysalides sont situées dans le sol, à une profondeur de l'ordre de 5 cm. Le sol où s'enterrent les nymphes est ombragé par le couvert végétal de la culture, les températures qui y règnent sont très éloignées des températures normalisées mesurées en sol nu. Afin de mesurer les températures régnant dans ces conditions, nous avons installé sur la station météorologique de Farako-Bâ (Bobo-Dioulasso) un thermomètre mesurant les températures à 5 cm de profondeur sous ombrage (sous un toit de paille placé à 25 cm du sol). Les relevés étaient réalisés à 8 heures et à 15 heures, ce qui est apparu correspondre approximativement au minimum et au maximum journalier.

Le suivi des températures du sol ombragé a été réalisé sur une durée de 6 mois. A partir de ces données, nous avons calculé les régressions linéaires liant ces températures du sol aux températures minima et maxima de l'air obtenues sous abri normalisé.

$$T_{\text{mini sol ombragé}} = 7,52 + 0,85 \cdot T_N \quad (r^2 = 0,666 ; p < 0,0001).$$

$$T_{\text{maxi sol ombragé}} = 0,96 + 0,92 \cdot T_X \quad (r^2 = 0,692 ; p < 0,0001).$$

où: T_N et T_X = températures minima et maxima sous abri.

Les moyennes sur 3 ans des valeurs ainsi obtenues sont présentées par la Figure 17.

Nous avons utilisé un modèle linéaire de fluctuation horaire des températures identique à celui utilisé pour les températures de l'air.

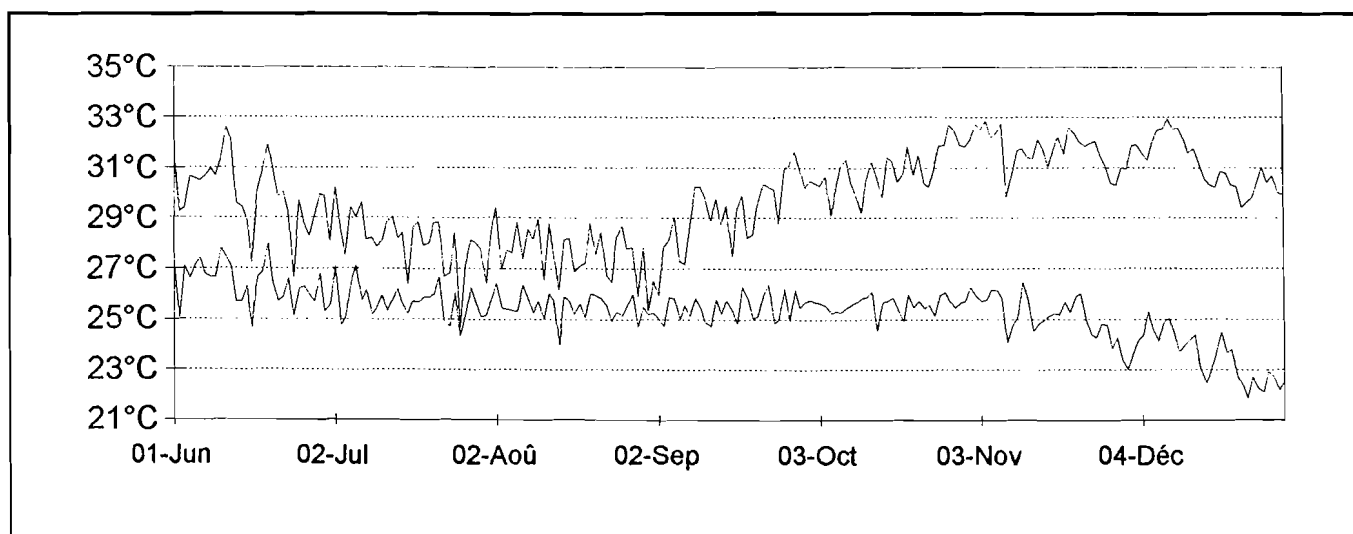


Figure 17 - Moyennes sur 3 ans des températures mini et maxi journalières calculées à 5 cm de profondeur dans un sol ombragé non irrigué.

1.2.3. Température du sol en culture maraîchère.

Les températures observées dans le sol d'une parcelle de tomate, ombragé et humide en permanence, sont très différentes des températures d'un sol nu, et également différentes des températures d'un sol ombragé non irrigué.

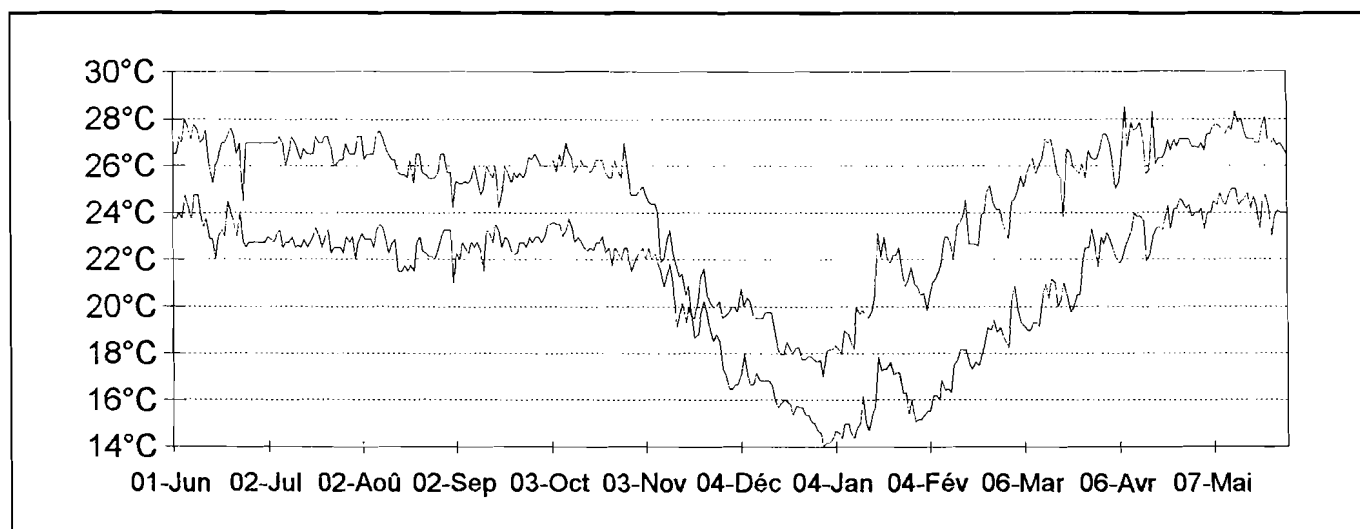


Figure 18 - Valeurs moyennes sur 3 ans des températures observées à 5 cm de profondeur dans le sol de parcelles de tomate à Kunima.

Durant toute la durée de notre étude, nous avons relevé les températures à 5 cm de profondeur dans le sol d'une parcelle de tomate en pleine végétation à Kunima. Les relevés étaient réalisés à 7 h et 15 h, ce qui s'est avéré fournir des valeurs très proches des maxima et minima journaliers. Les valeurs moyennes observées sur une période de 3 ans sont indiquées par la Figure 18. Le modèle de variation horaire des températures utilisé a été le même que précédemment (modèle linéaire).

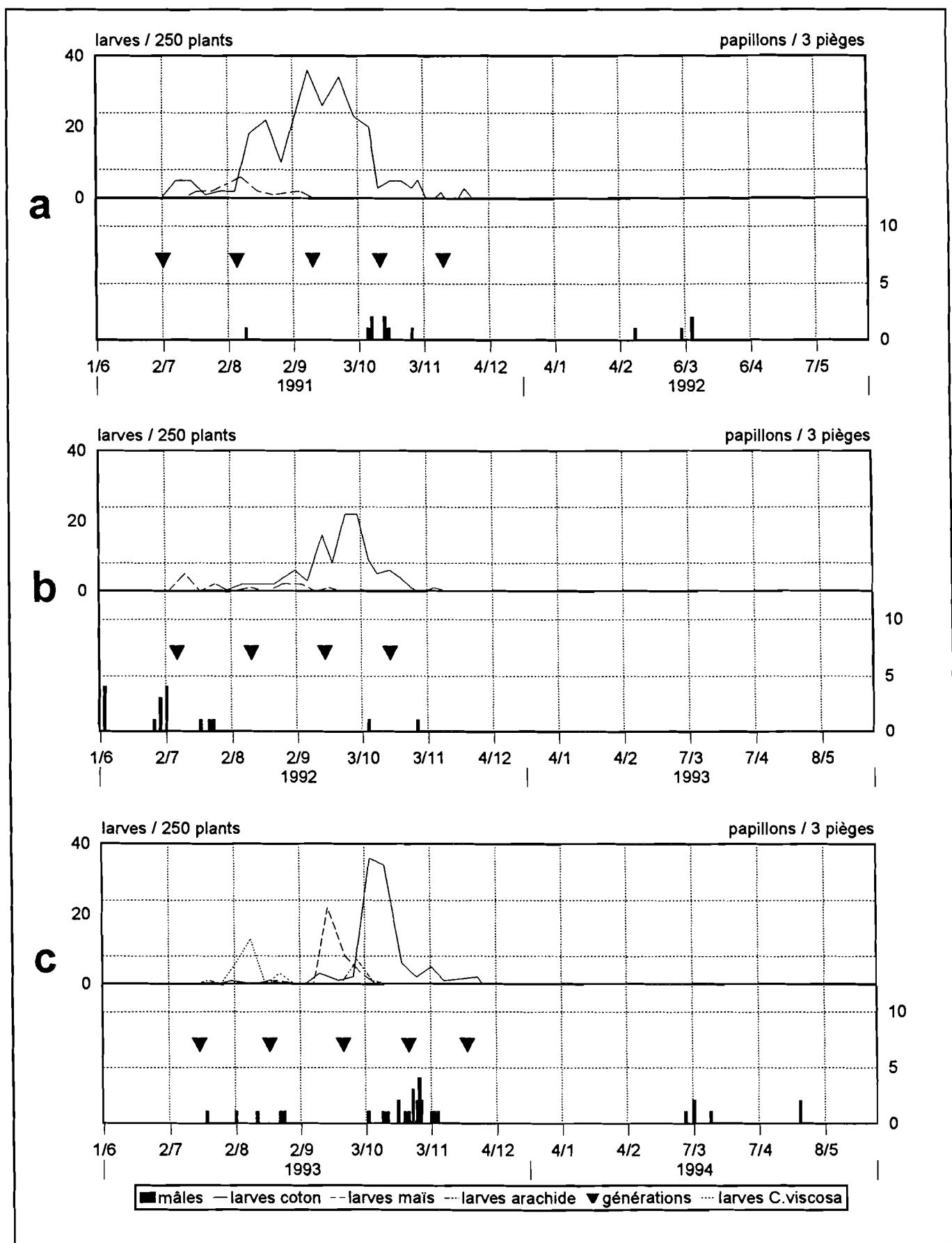


Figure 19 - Durées calculées des générations de *H. armigera* en système de culture pluvial (a:1991; b: 1992; c: 1993).

1.3. Calcul des durées de développement.

Dans un premier temps, l'évolution heure par heure des températures a été calculée pour chaque jour des 3 années d'étude. Ces températures ont permis de calculer les quantités de développement horaire à partir des formules de HMIMINA (1986) détaillées précédemment. La quantité de développement obtenue en une journée a été calculée en faisant la somme des quantités de développement horaire de la journée. La durée du développement d'un stade de l'insecte a ensuite été calculée en faisant la somme des quantités de développement quotidiennes à partir du jour du début du développement. Lorsque la quantité totale de développement atteint la valeur de 1, le développement du stade phénologique considéré est achevé et on peut passer au stade suivant. Les quatre stades considérés ont été dans l'ordre: préoviposition, incubation de l'œuf, vie larvaire et nymphose.

2. RÉSULTATS.

2.1. Durée des générations sur cultures pluviales.

La Figure 19 présente les durées d'une génération (adulte à adulte) en culture pluviale, en fonction de la date à laquelle a lieu l'émergence des adultes parents.

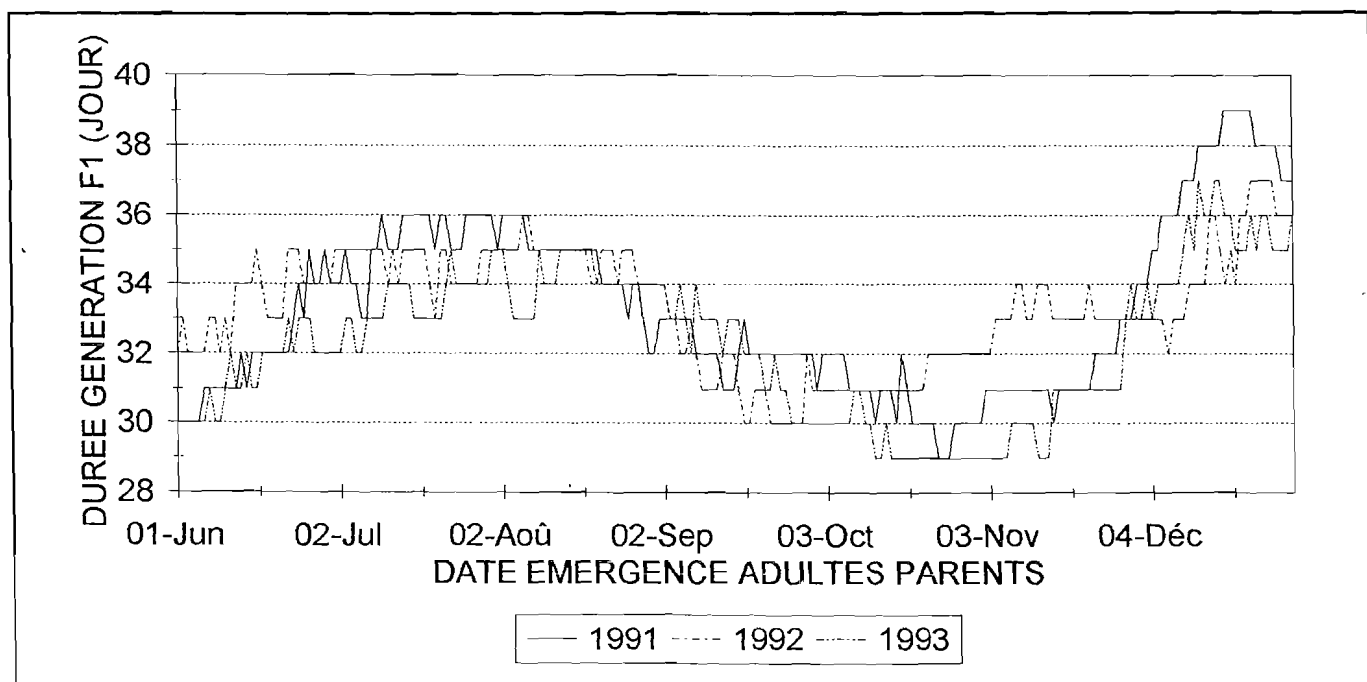


Figure 20 - Durées calculées des générations (adulte à adulte) de *H. armigera* en système de culture pluvial.

Les durées calculées fluctuent peu, que ce soit d'une année à l'autre ou au cours de l'année. Les valeurs obtenues sont comprises entre 29 et 39 jours.

► 1991:

La première larve a été observée le 8/7, ce qui situe le début du premier vol d'adultes au 2/7. D'après nos calculs, les générations se sont enchaînées comme suit (voir Figure 20a).

- 1^{ère} génération du 2/7 au 5/8, sur coton, niébé et maïs.
- 2^e génération du 6/8 au 10/9, sur coton, niébé et maïs.
- 3^e génération du 11/9 au 12/10, essentiellement sur coton.
- 4^e génération du 13/10 au 12/11, sur coton.

► 1992:

La première larve a été observée le 11/7, ce qui situe le début du premier vol d'adultes au 7/7. Les durées calculées des générations sont les suivantes (voir Figure 20b):

- 1^{ère} génération du 7/7 au 10/8, sur maïs.
- 2^e génération du 11/8 au 14/9, sur coton et maïs.
- 3^e génération du 15/9 au 16/10, essentiellement sur coton.

► 1993:

La première larve a été observée le 20/7, ce qui situe le début du premier vol au 16/7. Nous avons obtenu les successions de générations suivantes (voir Figure 20c):

- 1^{ère} génération du 16/7 au 17/8, essentiellement sur *C.viscosa*.
- 2^e génération du 18/8 au 21/9, sur maïs et plus accessoirement coton.
- 3^e génération du 22/9 au 22/10, sur coton, accessoirement sur arachide.
- 4^e génération du 23/10 au 20/11, sur coton.

2.2. Durée des générations sur cultures maraîchères.

La Figure 21 fournit la durée des générations (adulte à adulte) en culture maraîchère en fonction de la date d'émergence des adultes parents.

Les valeurs calculées s'avèrent fortement variables, que ce soit au cours de l'année ou d'une année sur l'autre. De juin à septembre, la durée des générations fluctue relativement peu et se maintient entre 30 et 40 jours. A compter du mois d'octobre ou de novembre, on observe un fort ralentissement du développement, dû principalement au ralentissement du développement nymphal sous l'effet de la chute des températures du sol. Suivant les années, les durées de cycle maximales sont obtenues lorsque le cycle débute entre fin octobre et fin novembre. Avec l'arrivée de la saison sèche chaude et l'élévation des températures du sol, les durées des générations se réduisent pour se stabiliser à 30 jours à partir de début mars.

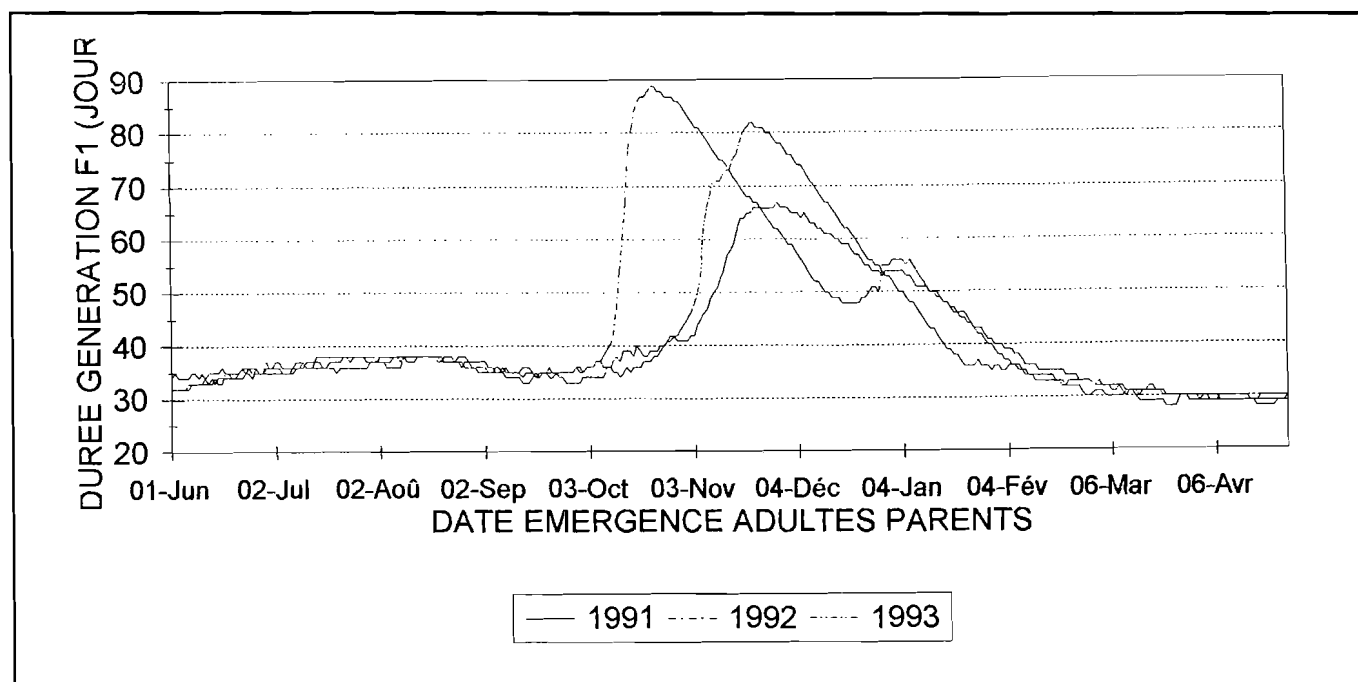


Figure 21 - Durée des générations de *H. armigera* sur cultures maraîchères (adulte à adulte).

► 1991-92:

En 1991-92, la date d'apparition exacte des premières chenilles de l'infestation de début de saison des pluies n'est pas connue puisqu'elle s'est située avant le début de nos observations. Entre juin et août, la durée des générations fluctue entre 35 et 38 jours. Des larves ont été observées du 11 juin (début des observations) au 20 août, soit une durée d'infestation larvaire d'au moins 70 jours, qui correspondrait à 2 ou 3 générations.

Les premières larves de l'infestation de saison sèche ont été observées le 14/10. On obtient la succession suivante (voir Figure 22a):

- 1^{ère} génération du 10/10 au 14/11 (durée de 36 jours).
- 2^e génération du 15/11 au 10/1 (durée de 56 jours).
- 3^e génération du 11/1 au 29/2 (durée de 49 jours).
- 4^e génération du 1/3 au 1/4 (durée de 31 jours).

Des adultes du 5^e vol (2/4 au 29/4) ont été capturés, mais aucune infestation larvaire importante ne s'est développée à cette période.

► 1992-93:

Les premières larves de l'infestation de saison des pluies ont été observées le 15/6. Deux générations ont pu se succéder:

- 1^{ère} génération du 11/6 au 14/7 (durée de 34 jours).
- 2^e génération du 15/7 au 20/8 (durée de 36 jours).

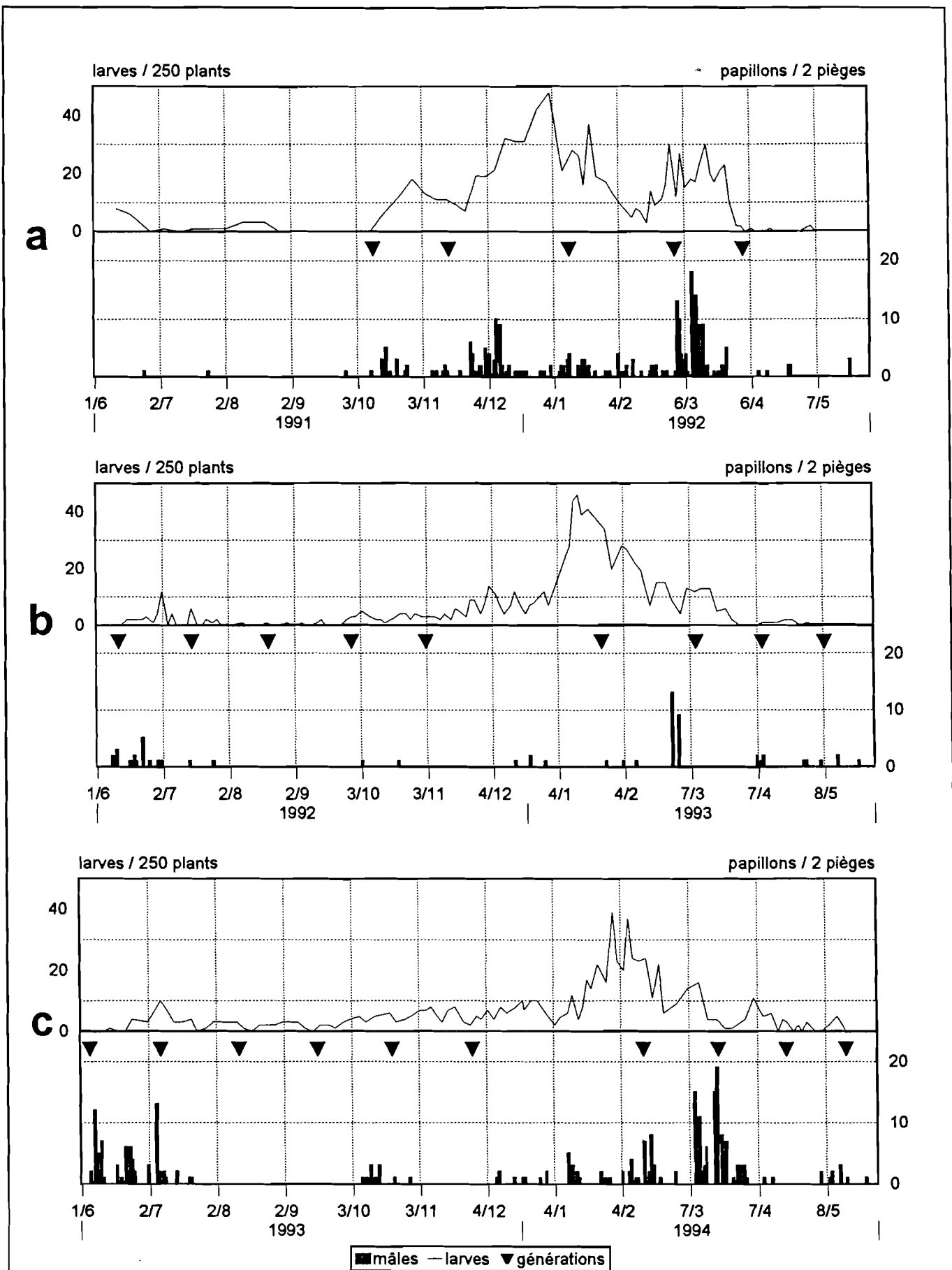


Figure 22 - Durées calculées des générations de *H. armigera* sur le périmètre maraîcher de Kunima (a: 1991-1992; b: 1992-1993; c: 1993-1994).

La 3^e génération, théoriquement comprise entre le 21/8 et le 27/9, n'a en fait compté que quelques larves isolées.

On peut cependant remarquer que la reprise des infestations larvaires en saison sèche se produit le 29/9, ce qui correspond à la date calculée pour l'apparition des larves de la 4^e génération si l'on considère que la 3^e génération a bien existé. Nous avons considéré que le début des attaques de saison sèche correspondait à la 4^e génération. L'enchaînement des générations suivantes s'est fait comme suit (Figure 22b):

- 4^e génération du 28/9 au 1/11 (35 jours).
- 5^e génération du 2/11 au 23/1 (86 jours).
- 6^e génération du 24/1 au 8/3 (49 jours).
- 7^e génération du 9/3 au 8/4 (31 jours).
- 8^e génération du 9/4 au 8/5 (29 jours).

A la différence de l'année précédente, les populations larvaires de la 8^e génération se sont développées, cependant à un niveau faible. Des adultes du 9^e vol ont été capturés en mai, sans qu'aucune infestation larvaire ne soit observée.

►1993-94:

Les premières larves ont été observées à compter du 14/6, ce qui place le début du premier vol au 5/6. La succession des générations obtenue est la suivante (Figure 22c):

- 1^{ere} génération du 5/6 au 6/7 (31 jours).
- 2^e génération du 7/7 au 11/8 (35 jours).
- 3^e génération du 12/8 au 16/9 (35 jours).
- 4^e génération du 17/9 au 20/10 (33 jours).
- 5^e génération du 21/10 au 26/11 (36 jours).
- 6^e génération du 27/11 au 13/2 (79 jours).
- 7^e génération du 14/2 au 19/3 (34 jours).
- 8^e génération du 20/3 au 19/4 (31 jours).
- 9^e génération du 20/4 au 17/5 (27 jours).

3. CONCLUSIONS.

En zone cotonnière, le même schéma s'est plus ou moins reproduit durant les 3 années de l'étude. Les adultes de la première génération apparaissent entre la dernière décade de juin et la deuxième de juillet. Trois ou quatre générations se succèdent, les deux premières sur des hôtes variés et la (ou les) dernière(s) essentiellement sur le coton. Toutefois, le développement en 1993 de la première génération

sur *C.viscosa* laisse penser qu'une génération supplémentaire a également pu se développer sur cette plante en 1991 et 1992 avant le début des infestations des cultures.

En zone maraîchère, le nombre de générations observées s'est avéré un peu plus variable d'une année à l'autre. Durant la saison des pluies, les attaques débutent en juin et peuvent compter de 2 à 3 générations. En fin de saison des pluies, les attaques reprennent entre la fin septembre et le début octobre. Entre 4 et 6 générations se succèdent alors, les densités larvaires atteignant leur maximum lors de la deuxième ou de la troisième génération (janvier à début février).

Il convient de garder à l'esprit que l'exercice de modélisation auquel nous nous sommes livrés reste très théorique. Nous avons pu déterminer le nombre maximal de générations qui peuvent se succéder. Les résultats obtenus restent des approximations. Dans la réalité, le large chevauchement des générations rend impossible leur individualisation au vu des dynamiques des populations adultes ou larvaires.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIEME PARTIE:

La Figure 23 présente un récapitulatif des périodes d'activité de *H.armigera* dans les principaux agroécosystèmes qu'elle colonise dans l'ouest du Burkina Faso.

Sur le périmètre maraîcher de Kunima, *H.armigera* est capable de se maintenir en activité quasiment toute l'année, en produisant jusqu'à neuf générations par an. Durant les mois d'août et septembre, une forte réduction d'activité ou une disparition totale est observée. On note également la disparition du ravageur durant la période s'étendant approximativement de la mi-avril à la mi-juin, où la culture de la tomate, hôte privilégié de la noctuelle, régresse fortement. La durée de cette période de disparition des cultures-hôtes est variable suivant les périmètres maraîchers, en fonction de leur alimentation en eau. Certains grands périmètres maraîchers proches de Bobo-Dioulasso peuvent héberger *H.armigera* durant presque toute la saison sèche, tandis que le petit maraîchage de bas-fond pratiqué dans toute la zone ouest du pays peut servir d'hôte au ravageur du mois d'octobre jusqu'au mois de février au plus tard.

Dans la zone cotonnière *H.armigera* développe trois à quatre générations sur hôtes cultivés ou spontanés entre la fin début du mois de juin et la mi-novembre. Les hôtes cultivés principaux du ravageur sont le maïs (pour les une à deux premières générations) et le coton, où les attaques s'accroissent lorsque le maïs n'est plus attractif (en général lors de la troisième génération du ravageur). Comme nous l'avons observé en 1993 et 1994, au moins une génération supplémentaire se développe en début de saison des pluies sur l'adventice *Cleome viscosa* qui lève dès les premières pluies. En début de saison sèche, des populations peuvent se développer sur le maraîchage de bas-fond, pratiqué sur de petites superficies dans toute la zone cotonnière jusqu'en janvier-février. Hormis ces populations résiduelles, le ravageur disparaît durant toute la saison sèche jusqu'à la reprise des infestations en juin-juillet.

Certains points de ce profil d'activité nous restent à éclaircir:

a) la provenance des papillons à l'origine du développement des infestations de début de saison des pluies en zone cotonnière. A ce point est liée la question du devenir des dernières populations présentes en début de saison sèche sur le coton ou sur le jardinage de bas-fond.

b) le devenir des populations infestant les cultures maraîchères, lors de la période d'arrêt d'activité de fin de saison sèche. Se pose parallèlement la question de l'origine des populations permettant la reprise des infestations sur le maraîchage en juin.

Nous pouvons orienter la suite de nos travaux à partir des études du cycle évolutif de *H.armigera* réalisées dans certaines régions d'Afrique intertropicale présentant une saison sèche plus ou moins marquée.

En Tanzanie, les premières études menées par REED (1965b) avaient montré que l'activité du ravageur était limitée à la saison pluvieuse d'octobre à juillet. Durant la saison sèche, REED a mis en évidence l'existence d'une diapause du stade nymphal permettant à *H.armigera* de survivre à la disparition de ses hôtes. Pour NYAMBO (1988a), l'extension des cultures irriguées dans le pays a par la suite permis

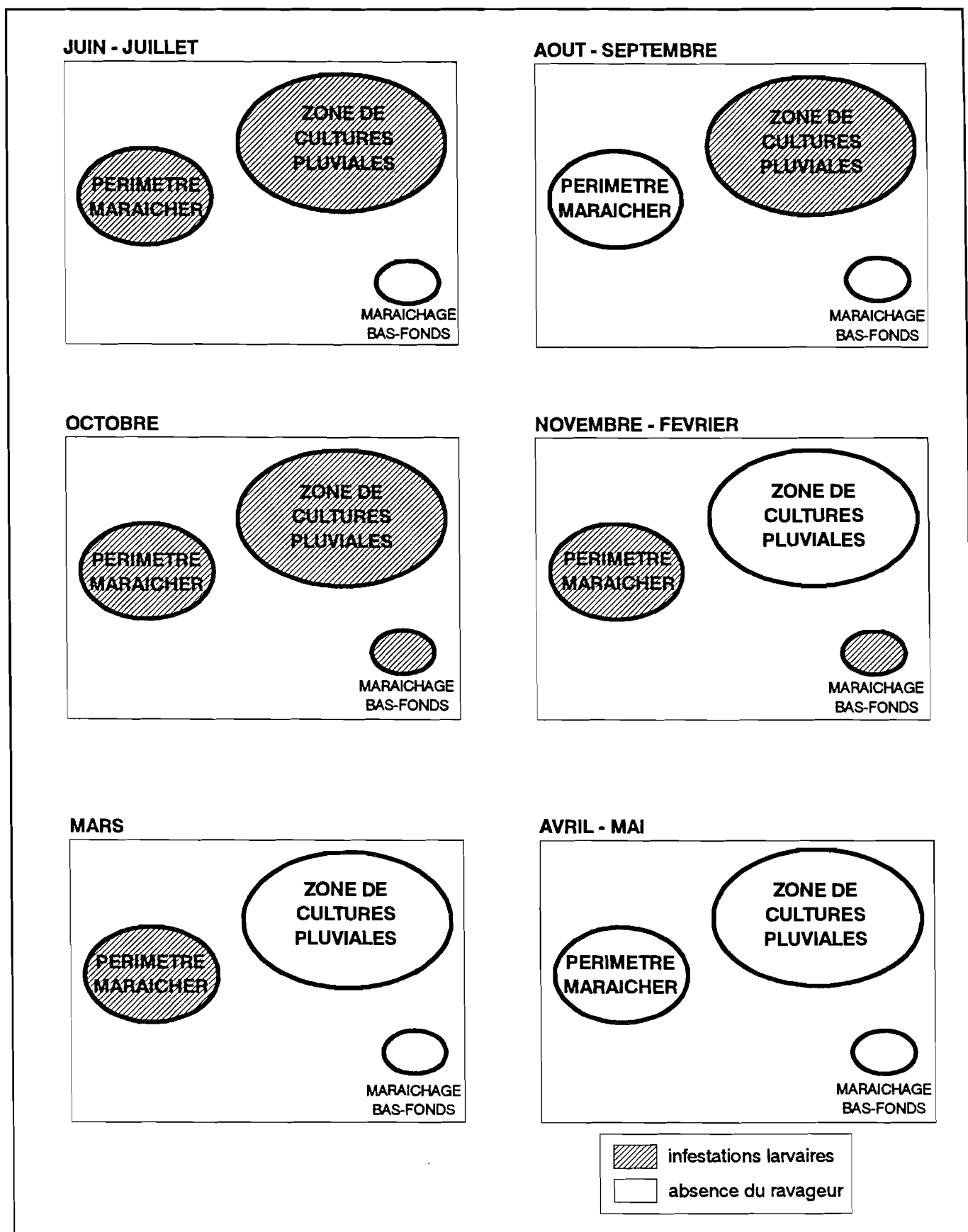


Figure 23 - Récapitulatif des périodes d'activité de *H. armigera* dans l'ouest de Burkina Faso.

à la noctuelle de maintenir une activité continue toute l'année.

Au Soudan, sur le périmètre de la Gezira, l'activité principale de *H. armigera* est également concentrée sur la saison des pluies, tandis que l'activité durant la saison sèche est faible (BALLA, 1982). BOWDEN (1973) émet l'hypothèse selon laquelle les premières infestations de début de saison des pluies seraient dues à l'arrivée de papillons migrant grâce aux mouvements du Front Inter Tropical (F.I.T.). HACKETT et GATEHOUSE (1982 a et b) ont quant à eux mis en évidence dans cette zone l'existence d'une diapause apparaissant en début de saison sèche, qui permet aux chrysalides de se maintenir en arrêt de développement jusqu'à la reprise des pluies.

Au Sénégal, BOURDOUXHE (1980) observe que les vols du ravageur sont essentiellement limités à la saison sèche (février à mai) dans la région du Cap-vert, principale zone maraîchère du pays. A l'inverse, durant la saison des pluies, les attaques de la noctuelle sont maximales sur le coton dans l'intérieur du pays. BOURDOUXHE émet l'hypothèse de migrations permettant à *H. armigera* de se déplacer d'un agroécosystème à l'autre en début et en fin de saison des pluies.

Ces exemples illustrent les rôles joués par les mécanismes de diapause et de migration pour permettre à *H. armigera* de contourner l'obstacle présenté par la saison sèche en zone intertropicale. Il nous est ainsi possible de formuler les hypothèses suivantes pour répondre aux interrogations que nous avons formulées précédemment:

a) une diapause permet aux chrysalides de suspendre leur développement. Cette diapause se déclenche entre octobre et février et s'achève en juin pour les chrysalides formées à partir des dernières générations présentes sur coton ou sur maraîchage de bas-fond. Un mécanisme de diapause permet également aux chrysalides de survivre entre la disparition des cultures maraîchères (avril) et le mois de juin.

b) des mouvements migratoires de papillons (vraisemblablement associés aux déplacements du FIT) permettent au ravageur d'envahir les zones cotonnière et maraîchère à partir de populations se maintenant en activité plus ou moins permanente dans la zone climatique guinéenne où la saison sèche est faiblement marquée (sud et centre Côte d'Ivoire par exemple). Une migration retour se produit éventuellement en octobre-novembre à partir de la zone cotonnière. Il est également possible d'envisager l'émigration des populations de la zone cotonnière vers les périmètres maraîchers en octobre.

TROISIÈME PARTIE:

**ÉTUDE DES MÉCANISMES
D'ARRÊT DE DÉVELOPPEMENT DU STADE NYMPHAL
CHEZ *HELICOVERPA ARMIGERA***

1er chapitre: MISE EN EVIDENCE D'ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DU STADE NYMPHAL DE *HELICOVERPA ARMIGERA* DANS L'OUEST DU BURKINA FASO.

1. ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DE *HELICOVERPA ARMIGERA* EN ZONE TROPICALE.

Dans les zones tempérées de son aire de répartition, *H.armigera* présente une diapause au stade nymphal. L'insecte est ainsi capable de survivre aux basses températures hivernales sous forme de nymphes en diapause dans le sol, dans des régions telles que le sud de la France (POITOUT et BUES, 1979), le Maroc (HMIMINA, 1986), l'Europe Centrale (KOMAROVA, 1959), le sud-ouest de l'Australie (WILSON *et al.*, 1979) ou l'Afrique du Sud (NEL, 1961).

HARDWICK (1965), constatant dans la littérature la faible incidence de la diapause de *H.armigera* dans les zones tropicales, avait été amené à étudier en laboratoire les aptitudes diapausantes de populations d'origines géographiques variées. Ces travaux avaient mis en évidence une absence d'aptitude diapausante chez les populations d'origine tropicale (Fidji, Côte d'Ivoire et Tchad), tandis que les individus issus de zones tempérées (Israël, Nouvelle-Zélande) manifestaient une diapause. HARDWICK concluait ainsi à un accroissement des aptitudes diapausantes des populations avec l'éloignement par rapport à l'équateur. Les travaux de BAGAYOKO (1980) ont permis d'infirmer par la suite cette théorie en mettant en évidence au laboratoire les potentialités diapausantes de populations originaires du Sénégal et de Côte-d'Ivoire. HMIMINA *et al.* (1993) ont complété cette étude en montrant qu'il n'existait que de faibles différences d'aptitudes diapausantes entre populations d'origines géographiques différentes, sans qu'aucune corrélation avec la latitude puisse être notée.

Les travaux faisant état de la mise en évidence sur le terrain d'une diapause de *H.armigera* en zone tropicale sont cependant rares. COAKER (1959), en Ouganda (dans une région située sur l'équateur), n'obtient pas de diapause en élevant des larves au laboratoire et en les laissant se nymphoser dans le sol en conditions semi-naturelles dans des cages grillagées.

Par contre, dans des conditions expérimentales similaires, REED (1965a) observe en Tanzanie (2,5° latitude sud) 0,6 à 2,6 pour cent des chrysalides formées en fin de saison des pluies (avril à juin) qui voient leur émergence retardée jusqu'à la reprise des pluies (septembre-octobre).

De même, dans un élevage sous insectarium mené au Soudan (14° latitude nord), HACKETT et GATEHOUSE (1982a) notent un taux de diapause de moins de 1 pour cent, sur des chrysalides formées en fin de saison des pluies (novembre).

L'ensemble de ces résultats confirme la présence en zone tropicale d'une diapause qui semble assurer la survie de l'insecte lorsqu'elle est compromise par la présence d'une saison sèche.

2. EXISTENCE D'ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DU STADE NYMPHAL DANS L'OUEST DU BURKINA FASO.

Nous avons vu (2e partie) que nos premiers résultats faisaient apparaître dans le cycle évolutif du ravageur des périodes d'activité fortement réduite ou nulle: de novembre à juin en zone de cultures pluviales et d'avril à mai en zone maraîchère. L'objectif des travaux qui vont suivre est la mise en évidence d'arrêts de développement du stade nymphal de *H.armigera* durant ces périodes.

2.1. Recherche de chrysalides dans le sol.

2.1.1. Matériel et méthodes.

Nous avons procédé à une recherche de chrysalides dans le sol de parcelles (coton, tomates) ayant été attaquées par le ravageur. Pour cela, un grattage délicat de la couche superficielle du sol a été réalisé. Cette opération, pratiquée sur un sol sec, permettait de mettre en évidence les tunnels d'enfouissement. La loge nymphale pouvait être ensuite dégagée délicatement et la chrysalide récupérée. Les chrysalides obtenues ont été placées dans des boîtes grillagées dans l'insectarium, afin d'observer leur devenir.

2.1.2. Résultats.

Deux récoltes ont été réalisées en 1993 sur des parcelles de coton non traitées en fin janvier et en avril-mai. En 1994, 3 parcelles ont été examinées entre la fin janvier et la mi avril. Une récolte a été réalisée du 19 au 23/4/1993 sur des parcelles du périmètre de Kunima ayant été cultivées en tomate. Le Tableau 6 présente les résultats obtenus.

Tableau 6 - Résultats des prospections réalisées en saison sèche dans le sol d'anciennes parcelles cultivées.

DATE	PRECEDENT CULTURAL	SUPERFICIE EXAMINEE (m ²)	NOMBRE NYMPHES <i>H.ARMIGERA</i>
19/1 au 4/2/93	COTON	5000	8
24/4 au 21/5/93	COTON	9300	0
19 au 23/4/93	TOMATE	1100	0
24/1 au 17/2/94	COTON	2500	0
19/2 au 4/3/94	COTON	5000	1
15 au 19/4/94	COTON	2000	0

Dans le sol des parcelles ayant abrité de la tomate, aucune chrysalide n'a pu être retrouvée.

Sur les anciennes parcelles de coton, un total de 9 chrysalides a pu être récolté. Les huit premières ont été obtenues fin janvier 1993, et la dernière en fin février 1994. Les autres recherches pratiquées ont été infructueuses.

Les chrysalides obtenues dans les parcelles de coton ont été placées en insectarium pour pouvoir suivre leur émergence. Sur les 8 chrysalides de 1993, seuls 2 adultes ont été obtenus, avec une des

émergences située le 8 février et l'autre entre le 16 février et le 17 mars. Les autres chrysalides sont mortes. Un adulte a émergé le 27/2 à partir de la chrysalide obtenue en 1994.

Ces premiers résultats mettent en évidence la présence de nymphes de *H.armigera* en arrêt de développement dans le sol de certaines anciennes parcelles de coton en fin janvier - début février. Le nombre de ces chrysalides est faible (entre 2 et 16 à l'hectare). En avril-mai, il ne nous a pas été possible de retrouver de telles chrysalides dans des parcelles de coton, malgré les importantes superficies prospectées (9300 et 2000 m²). La même constatation a été faite dans d'anciennes parcelles de tomates examinées en avril, avec cependant une faible surface prospectée (1100 m²).

2.2. Elevage en insectarium.

2.2.1. Matériel et méthodes.

Afin de confirmer l'existence d'arrêts de développement, un élevage sous insectarium a été mené d'octobre 1992 à juin 1993.

Des lots de larves, obtenus à partir d'un élevage en laboratoire sur milieu artificiel (27°C, LO 16:8), étaient transférés dans l'insectarium dès le 2e stade (voir plus loin les détails de la méthode d'élevage sur milieu nutritif artificiel). Les chrysalides ont été groupées au fur et à mesure de leur formation dans une boîte grillagée. Un relevé quotidien du nombre de chrysalides formées et d'adultes émergés a été réalisé. Dans chaque lot, ont été considérées en dormance les nymphes donnant naissance à des adultes plus de 30 jours après la formation de la dernière chrysalide du lot.

2.2.2. Résultats.

Le Tableau 7 présente les taux de dormance des chrysalides observés pour 11 lots dont les dates moyennes de mue nymphale se sont échelonnées entre le 7 octobre 1992 et le 11 mai 1993.

Tableau 7 - Arrêts de développement de chrysalides obtenues sous insectarium.

date moyenne de mue nymphale	nombre total de nymphes	nombre de nymphes avec arrêt de développement	taux de nymphes avec arrêt de développement (pour cent)
7/10/92	45	0	0
23/10/92	21	0	0
15/11/92	127	3	2,4
17/12/92	89	4	4,5
22/12/92	156	3	1,9
13/1/93	22	1	4,5
4/2/93	23	4	17,4
4/3/93	67	0	0
16/3/93	45	1	2,2
25/3/93	87	1	1,1
11/5/93	99	0	0

Les premiers arrêts de développement apparaissent pour le troisième lot, dont les nymphes se sont formées en moyenne le 15 novembre. A partir du 11 mai, aucun arrêt de développement n'est observé.

Un faible nombre de chrysalides sont concernées par le phénomène; le taux d'arrêt de développement ne dépasse les 5 pour cent que pour le lot du 4 février, avec cependant un nombre total de chrysalides faible (23) du fait de l'apparition d'une virose dans l'élevage.

Les taux d'arrêt de développement moyens sur 3 ans observés par REED (1965a) en Tanzanie varient entre 0,8 et 7,7 pour cent, durant les mois de mars à août (soit l'équivalent de septembre à février dans l'hémisphère nord), chiffres qui s'avèrent similaires aux nôtres.

La Figure 24 présente les durées de nymphose observées pour les différents lots. Les émergences des adultes peuvent être séparées en deux phases:

- un premier groupe de papillons émerge en février-mars. Ces émergences concernent toutes les chrysalides en arrêt de développement formées entre novembre et janvier, ce qui correspond à des durées de nymphose de 63 à 104 jours. Rappelons que les adultes, obtenus à partir des chrysalides trouvées dans le sol d'anciennes parcelles de coton, avaient eux-aussi émergé à cette période.

- les chrysalides en dormance formées à partir de la fin du mois de février voient la fin de leur nymphose différée entre la fin avril et le début juin, soit des arrêts de développement de 52 à 119 jours.

2.3. Discussion et conclusions.

L'ensemble des résultats que nous venons d'examiner met en évidence l'existence d'arrêts de développement chez une faible proportion de nymphes formées durant la saison sèche.

Les résultats obtenus en insectarium et au champ montrent que des nymphes formées en octobre novembre, à partir des dernières populations larvaires infestant le coton, sont susceptibles de voir leur nymphose suspendue. Cependant, la reprise de développement et l'émergence des adultes interviennent relativement rapidement, durant les mois de février-mars. Il n'a pas été possible d'observer en conditions naturelles ou semi-naturelles de chrysalides suspendant leur développement jusqu'en juin-juillet, époque de reprise d'activité du ravageur.

Il apparaît également que des nymphes formées en février-mars sont capables de différer la fin de leur nymphose jusqu'en mai-juin. Cette constatation permettrait d'expliquer la manière dont la noctuelle peut reprendre ses infestations dans les périmètres maraîchers en juin, après avoir cessé son activité durant les mois d'avril-mai.

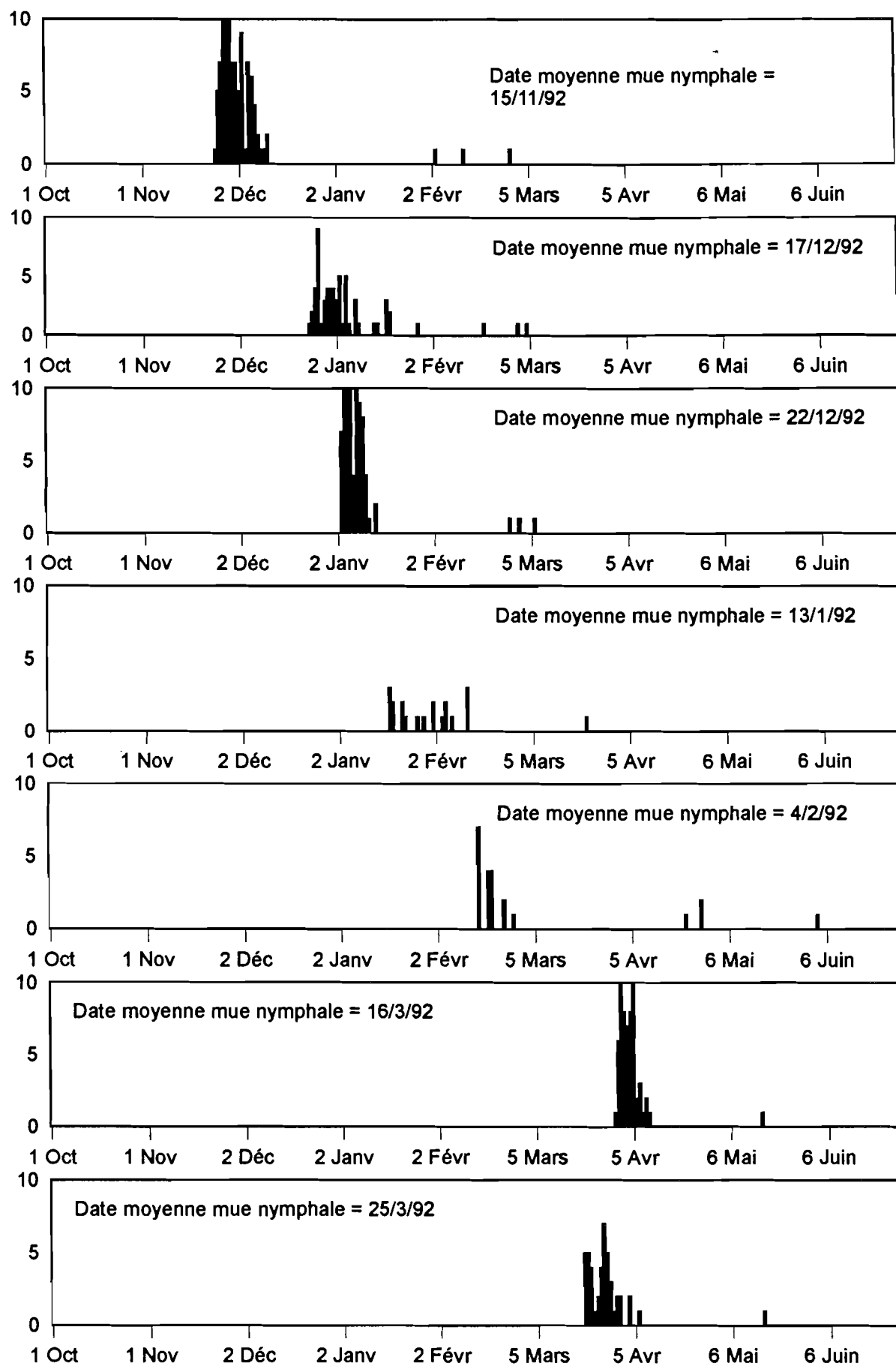


Figure 24 - Emergence des adultes obtenus en insectarium durant la saison sèche 1991-92.

2e chapitre: DÉTERMINISME DES ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT DE *HELICOVERPA ARMIGERA* EN CONDITIONS CLIMATIQUES SOUDANIENNES.

1. DÉTERMINISMES DES ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT CHEZ *HELICOVERPA ARMIGERA*.

H. armigera est classiquement décrit comme présentant une diapause facultative du stade nymphal. Deux types de diapause peuvent en fait être distingués selon la nature de l'induction (BUES *et al.*, 1989): une diapause photopériodique est induite par les photopériodes à jours courts (moins de 12 h de jour) et une diapause thermique est induite par l'action de températures basses (inférieures à 11°C) ou relativement basses (15 à 18°C) sur les stades préimaginaux (jusqu'à nymphe de 2 jours). La diapause photopériodique provoque des arrêts de développement en moyenne plus longs que ceux obtenus par diapause thermique.

1.1. Diapause photopériodique.

KOMAROVA (1959) a mis en évidence une diapause induite par exposition des stades larvaires à une photophase courte (inférieure à 12h). Les travaux de HACKETT et GATEHOUSE (1982a) précisent la période de sensibilité à l'induction, qui s'étend du stade larvaire au stade prénympe. De récents travaux (BUES, communication personnelle) font également état d'une sensibilité du stade nymphal aux stimuli photopériodiques.

La température influe fortement sur l'induction de cette diapause. Les expériences de KOMAROVA ont fait apparaître une induction maximale à 23°C et fortement réduite à 19 comme à 30°C. ROOME (1979) fait par contre état d'une disparition totale de l'induction à 27°C. HACKETT et GATEHOUSE (1982a) font les mêmes constatations que ROOME à une température de 26°C. Ces derniers auteurs précisent toutefois que l'inhibition totale ne se produit que si cette température élevée est appliquée durant tout le cycle de l'insecte; appliquée uniquement à partir du stade prénymphal ou nymphal, elle ne provoque qu'une réduction plus ou moins forte du taux d'entrée en diapause.

HMIMINA (1986) a montré que la levée de diapause photopériodique des chrysalides nécessitait une température supérieure à un seuil thermique de réactivation de 16°C, valeur que BUES *et al.* (1989) situent plutôt entre 18 et 21°C. HMIMINA (1986) observe un échelonnement important des durées de diapause pour une température de réactivation donnée, à l'intérieur d'une même population. Sur sa population marocaine, 25 pour cent des chrysalides levaient leur diapause en moins de 17 jours à 21°C, alors qu'il fallait 75 et 155 jours pour obtenir respectivement 75 et 100 pour cent de levée. GIRET (1986), en réussissant à sélectionner en élevage des lignées à durées de diapause courtes ou longues, a mis en évidence l'existence de facteurs génétiques contrôlant la durée de la diapause. La vitesse de levée de la

diapause s'accélère avec la température de réactivation. 155 jours sont ainsi nécessaires à 21°C pour obtenir 100 pour cent de levée de diapause, contre 14 jours à 30°C (HMIMINA, 1986).

1.2. Diapause thermique.

La diapause thermique, mise en évidence par NEL (1961) a été mieux cernée grâce aux travaux de HMIMINA (1986) et de BUES *et al.* (1989), sur des populations du Maroc et du sud de la France. Cette diapause est induite sur le stade nymphal, sous l'action de températures basses ou relativement basses inférieures à un seuil compris entre 18 et 21°C (BUES *et al.*, 1989). Le taux d'entrée en diapause, qui peut atteindre les 100 pour cent, est d'autant plus élevé que la température inductrice est basse et que le début de l'induction est précoce. La sensibilité à l'induction est présente jusqu'aux deux premiers jours du stade nymphal (GIRET et COUILLOUD, 1982; BUES *et al.*, 1989). Des travaux en cours (BUES, communication personnelle) indiquent l'existence d'une action de la photopériode sur l'induction de la diapause thermique (réduction du taux d'induction par action des jours longs sur le stade nymphal).

A la suite de l'induction d'une diapause thermique (11°C durant 30 à 70 jours à partir du stade nymphe âgée de 1 jour), BUES *et al.* (1989) ont mis en évidence deux types de chrysalides diapauses. Les unes possèdent un seuil thermique de réactivation d'environ 15°C et ne présentent qu'un léger retard de développement (10 à 20 jours) par rapport aux nymphes non diapauses. Les autres ont un seuil de réactivation plus élevé (entre 18 et 21°C) et une durée de réactivation supérieure à 180 jours à 18°C; leurs caractéristiques sont similaires de celles des nymphes diapauses photopériodiques évoquées précédemment.

Des travaux antérieurs (KUZNETSOVA, 1972; WILSON *et al.*, 1979) ont conclu que l'action de températures basses (phase de vernalisation) pouvait accélérer la vitesse de réactivation chez des nymphes en diapause photopériodique. Les travaux de HMIMINA (1986) et BUES *et al.* (1989) montrent en fait que les basses températures induisent une diapause thermique chez les nymphes ayant échappé à l'induction photopériodique. La réactivation des nymphes diapauses thermiques étant en moyenne plus rapide que celle des diapauses photopériodiques, on obtient une accélération de la vitesse moyenne de réactivation sans faire intervenir la notion de phase de vernalisation.

La diapause de *H. armigera* est faiblement influencée par l'alimentation (BAGAYOKO, 1980) et le rôle de l'humidité relative n'a jamais été mis en évidence.

1.3. Application aux conditions climatiques soudaniennes.

La longueur astronomique du jour est inférieure à 12 heures de la fin septembre à la fin mars, et fluctue entre 11h15 et 12h45 à 10° de latitude (BALDY 1980). Il est par conséquent possible d'envisager l'induction d'une diapause photopériodique chez les nymphes formées durant cette période dans notre zone d'étude. Cependant, nous avons vu précédemment que les fortes températures, telles que celles qui règnent

à cette période en climat soudanien, étaient susceptibles d'inhiber plus ou moins fortement l'induction de la diapause photopériodique. Il apparaît donc nécessaire de tenter d'éclaircir, pour nos populations, les interactions entre la diapause photopériodique et la température.

Les travaux de BUTLER *et al.* (1985a) ont permis de mettre en évidence chez *Heliothis virescens* (F.) une "diapause estivale" induite par des températures de plus de 32°C. Les températures subies dans notre zone d'étude par les larves et les nymphes durant certaines parties de la saison sèche étant de cet ordre de grandeur, il était intéressant de rechercher l'existence d'un phénomène similaire chez *H. armigera*.

Par une série d'expérimentations menées en laboratoire, nous avons tenté d'apporter des précisions sur les interactions entre la diapause photopériodique et les températures élevées, ainsi que sur l'action directe de ces dernières sur le cycle de l'insecte.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES: GÉNÉRALITÉS.

2.1. Conduite des élevages.

La réalisation des expériences qui vont suivre a nécessité la conduite d'un élevage au laboratoire. Les techniques employées sont largement inspirées de celles développées par GIRET et COUILLOUD au laboratoire du CIRAD-CA/LENI (communication personnelle).

La salle d'élevage était maintenue à 27 ± 1 °C, avec une hygrométrie relative fluctuant selon les saisons entre 50 et 70 pour cent. La photopériode était contrôlée et ajustée suivant les besoins. Une étuve et une enceinte climatique ont également été utilisées pour certaines expérimentations, permettant d'obtenir des températures réglées à $\pm 0,5$ °C.

Les adultes étaient placés dans des cages cylindriques (verres de lampe de 11x11 cm), fermées à leur sommet par un carré de gaze servant de support de ponte. Les papillons étaient nourris avec de l'eau sucrée à 10 pour cent. Un coton salivairier émergeant du tube contenant l'eau sucrée leur permettait d'aspirer le liquide. Cinq couples étaient placés dans chaque cage de ponte. Les gazes supportant les pontes étaient récupérées quotidiennement et placées individuellement dans une boîte cylindrique grillagée (6,5 x 6,5 cm) contenant de petits cubes de milieu nutritif. La gaze était coincée dans la partie supérieure de la boîte d'éclosion. Les boîtes étaient recouvertes par un carton ne laissant filtrer la lumière que dans sa partie inférieure. Les larves néonates, à phototropisme positif, étaient ainsi attirées vers les cubes de milieu au fond de la boîte.

Les oeufs ont été désinfectés par un bain d'une demi-heure dans une solution de formol (10 pour cent de matière active). Cette mesure, associée à des désinfections minutieuses du matériel et de la salle d'élevage, s'est révélée insuffisante pour enrayer l'apparition de viroses, qui ont fortement perturbé le déroulement des travaux.

Pour éviter tout problème de cannibalisme, les larves de 2e stade étaient récupérées et placées dans des loges individuelles (1,5 x 1,5 x 1,2 cm) contenant le milieu nutritif de GIRET et COUILLOUD (1986). Au 4e stade, les chenilles étaient transférées dans des loges de taille plus importante (3 x 1,5 x 1,2 cm). Les prénymphes étaient placées sans milieu nutritif dans des loges du même type, où elles effectuaient leur mue. Les nymphes étaient ensuite stockées dans une boîte grillagée.

Afin d'éviter tout phénomène de sélection involontaire, nous n'avons pas travaillé sur plus de 3 générations successives d'une même souche.

2.2. Critères de reconnaissance des nymphes en diapause.

L'existence d'une diapause et la durée celle-ci peuvent être appréhendées par l'allongement de la durée de disparition des 4 points situés dans la région postgénale des stemmates de la nymphe (SHUMAKOV et YAKHIMOVITCH, 1955). La désintégration des masses graisseuses visibles par transparence au niveau l'abdomen des chrysalides est un autre critère morphologique permettant de déterminer la fin de la diapause (WILSON *et al.*, 1979).

Pour une nymphe âgée de 1 jour (formée dans les 24 heures précédant l'exposition à la température considérée), en l'absence de diapause, la disparition de ces taches ("eyespot") prend en moyenne 2 à 3 jours entre 25 et 30 °C, 4 jours à 21°C, 5 jours à 18°C et 21,5 jours à 11°C. Au-dessous de 10°C, aucun développement n'est observé (BUES *et al.*, 1989). Une chrysalide était considérée en diapause si les points restaient présents au-delà de ces délais.

2.3. Effets de la lignée et du rang de ponte.

HMIMINA (1986) indique qu'à conditions inductrices équivalentes, les taux d'entrée en diapause de la descendance de différents couples (lignées) d'une même population peuvent varier fortement suivant la lignée considérée. De même, les descendants d'un même couple peuvent présenter entre-eux des différences si les oeufs dont ils sont issus n'ont pas été pondus le même jour. En l'absence de précautions particulières, les effets lignée et rang de ponte peuvent ainsi interférer dans les expérimentations étudiant la diapause.

Dans notre élevage, la mise en présence de 5 couples par cage de ponte a permis d'améliorer l'homogénéité des lots de larves. De plus, lors des travaux comparant entre-eux les effets de plusieurs traitements sur les phénomènes de diapause, chaque ponte utilisée (ensemble de larves issues des mêmes parents à la même date de ponte) a été équitablement partagée entre les différents traitements étudiés. De cette manière, les lots de larves étaient identiques pour tous les différents traitements en comparaison.

3. DIAPAUSE PHOTOPÉRIODIQUE.

3.1. Mise en évidence du rôle de la photopériode.

Afin de mettre en évidence le rôle de la photopériode dans les arrêts de développement observés en insectarium en 1992-93, nous avons mené en 1993-94 des élevages en parallèle dans deux insectariums, l'un soumis à la photopériode naturelle et l'autre où un éclairage complémentaire permettait de fixer la photopériode à LO 16:8 (voir Tableau 8). Les résultats obtenus mettent clairement en évidence l'influence de la photopériode par la suppression totale des arrêts de développement sous photophase de 16 h.

Tableau 8 - Arrêts de développement en insectarium sous photopériode naturelle ou artificielle.

date de la mue nymphale	pourcentage de chrysalides en arrêt de développement (nombre total nymphes)	
	photopériode naturelle	LO 16:8
8/11 au 27/11/93	0,6 (167)	0 (327)
19/12/93 au 8/1/94	21,1 (109)	0 (26)
18/2 au 27/3/94	1,7 (119)	0 (121)

3.2. Action des fortes températures sur l'induction de la diapause photopériodique.

La diapause photopériodique de *H. armigera*, induite par les durées de jour de moins de 12 heures, est susceptible de se déclencher chez les populations présentes entre fin septembre et fin mars. A cette époque, les populations concernées sont celles infestant le coton durant le mois d'octobre-novembre et celles présentes sur la tomate de début octobre à fin mars.

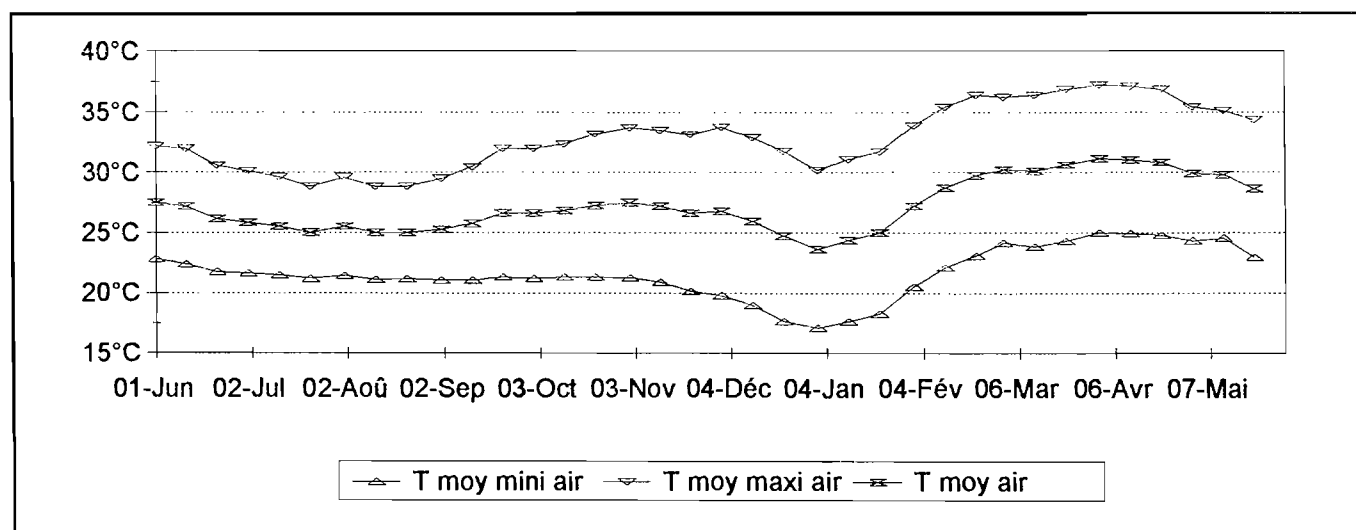


Figure 25 - Moyennes décadaires des températures minimale, maximale et moyenne journalière de l'air (moyennes 1991 à 1994).

Sur le coton en octobre, les larves sont soumises à une température moyenne d'environ 27°C, avec des maximales de 30 à 35°C et des minimales de 18 à 22°C (voir Figure 25). Les températures subies par les chrysalides peuvent être très variables suivant le niveau d'ombrage du sol dans lequel elles sont enterrées (voir Figure 26). En sol nu, soumis au rayonnement solaire direct, les températures moyennes

sont très fortes et fluctuent entre 32 et 40°C. En sol ombragé (sous couvert végétal ou débris végétaux) les températures moyennes sont d'environ 27°C.

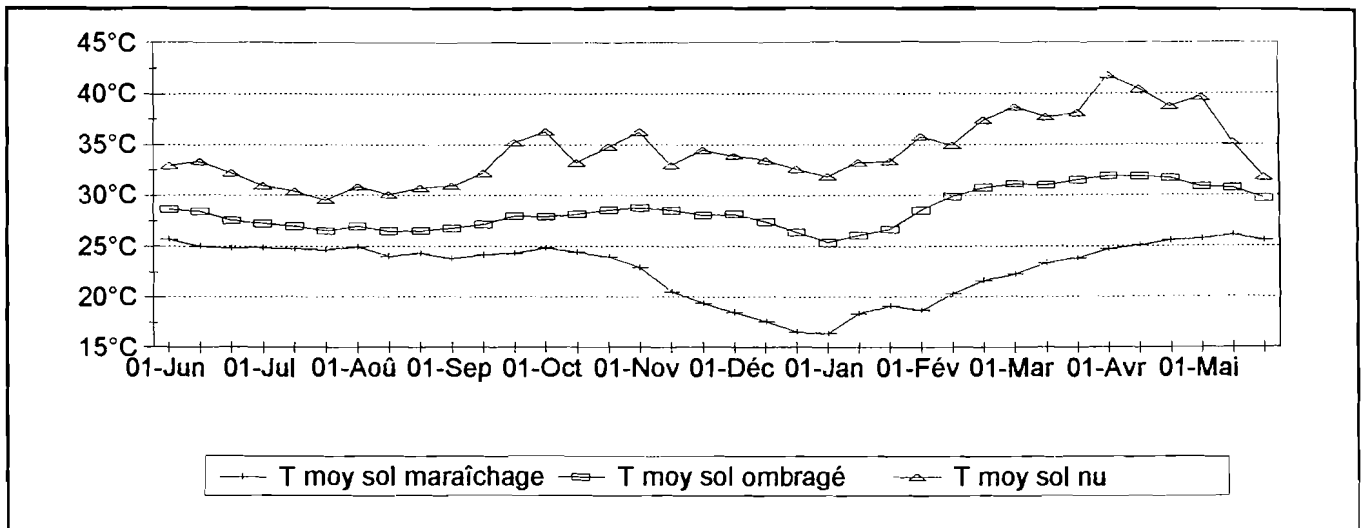


Figure 26 - Températures moyennes décadaire du sol à 5 cm de profondeur (moyennes 1991 à 1994).

En culture maraîchère, d'octobre à mars, la température moyenne de l'air fluctue entre 24 et 31°C (voir Figure 25). La température moyenne du sol décroît progressivement de 25 à 16°C entre début octobre et fin décembre. L'évolution inverse se produit ensuite entre début janvier et fin mars (voir Figure 26).

3.2.1. Matériel et méthodes.

Les larves utilisées dans cette expérience ont été élevées à 27°C, LO 11h30:12h30, jusqu'au 3e stade larvaire. Un des cinq traitements suivants leur a ensuite été appliqué :

- tous stades préimaginaux à 21°C.
- tous stades préimaginaux à 27°C.
- larves soumises à un cycle de 27/21°C (12:12), prénymphe et nymphe à 21°C.
- larves soumises à un cycle de 27/21°C (12:12), prénymphe et nymphe à 27°C.
- larves soumises à un cycle de 27/21°C (12:12), prénymphe et nymphe à 37°C.

Pour tous les traitements, la photophase a été maintenue à 11H30, hormis pour la température de 37°C où l'obscurité complète a été maintenue (pour des raisons liées au matériel disponible).

Les chrysalides présentant encore des taches oculaires 7 jours après leur mue nymphale ont été considérées diapausantes.

3.2.2. Résultats.

Les résultats obtenus sont consignés dans le Tableau 9.

Tableau 9 - Influence de la température sur l'induction de la diapause photopériodique (photophase 11h30).

larves à partir L4	prénymphes & nymphes	taux de nymphes en diapause (pour cent)		nombre total de nymphes
21°C	21°C	45,5	a	88
27°C	27°C	0	b	38
27/21°C	21°C	53,8	a	65
27/21°C	27°C	5,6	b	71
27/21°C	37°C	35,6	a	45

les pourcentages suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents par un test χ^2 au risque α de 1 pour cent

Le taux de diapause obtenu avec une photophase de 11h30 à 21°C est de 45,5 pour cent. Avant cette expérimentation, plusieurs tentatives ont été menées induire une diapause sous LO 12:12 à 21°C. Les taux de diapause que nous avons obtenus ont été de 0, 4,3 et 8,7 pour cent, respectivement sur 124, 46 et 334 chrysalides. Ces faibles résultats sembleraient indiquer que le seuil de sensibilité photopériodique de nos populations serait compris entre 11h30 et 12h de jour.

La température de 27°C est inhibitrice de la diapause photopériodique. Cependant, l'application d'un cycle de température de 27/21°C durant la phase larvaire permet de rétablir une induction faible (5,6 pour cent) de la diapause photopériodique.

Si, après avoir appliqué un cycle de 27/21°C aux larves, on maintient les prénymphes et nymphes à 21°C, le taux de diapause redevient comparable à celui obtenu avec 21°C en permanence (53,8 pour cent).

L'application d'une température de 37°C aux stades prénymphal et nymphal permet d'obtenir un taux de diapause (35,6 pour cent) supérieur à ce que l'on obtient avec 27°C. L'effet inhibiteur observé à 27°C disparaît donc à 37°C. Pour les nymphes formées en octobre-novembre sur le coton, les températures élevées du sol augmentent le faible niveau d'induction photopériodique obtenu grâce aux températures nocturnes basses de l'air. Il est à noter que les nymphes non diapausantes après exposition à 37°C à partir du stade prénymphal ne peuvent donner naissance à des adultes sains. Maintenues à 37°C, 46 pour cent des nymphes non diapausantes sont mortes, les autres ont donné des papillons déformés.

3.3. Action des fortes températures sur la levée de la diapause photopériodique.

3.3.1. Matériel et méthodes.

Les nymphes diapausantes obtenues au cours de l'expérimentation précédente (avec des larves maintenues à 21°C ou à 21/27°C) ont été transférées à 37°C (obscurité complète) après une semaine de

stockage à 21°C. Cette semaine de stockage à 21°C permettait de s'assurer que ces nymphes avaient bien débuté une diapause photopériodique (à cette température, les taches oculaires disparaissent en moyenne en 4 jours selon BUES *et al.*, 1989). Le devenir de ces nymphes (poursuite de la diapause, émergence, mort) après transfert à 37°C a été suivi au cours du temps.

Après 120 jours de stockage à 37°C, une partie des chrysalides survivantes a été transférée à 27°C.

Après 165 jours de stockage à 37°C, le reste des chrysalides survivantes a été transféré à 27°C.

3.3.2. Résultats.

Soixante-quinze chrysalides en diapause photopériodique après une semaine passée à 21°C ont pu être transférées à 37°C. Sur ces 75 chrysalides 4 (soit 5,3 pour cent) ont permis une émergence rapide d'adultes, entre 10 et 13 jours plus tard (en moyenne après $11,5 \pm 2,1$ jours). Sur les 4 adultes émergés (tous de sexe femelle) deux présentaient des déformations plus ou moins importantes.

Quatre adultes ont émergé entre 58 et 110 jours après le transfert des chrysalides à 37°C (en moyenne après $82,5 \pm 35,1$ jours). Sur ces 4 adultes, ici également tous femelles, un seul était déformé.

Cinq chrysalides (2 mâles et 3 femelles) ont été transférées à 27°C après 120 jours de stockage à 37°C. Quatre adultes ont émergé 13 à 15 jours après le transfert (en moyenne après $14,0 \pm 1,8$ jours). Trois de ces papillons ne présentaient aucune déformation.

Une seule chrysalide a pu survivre à 165 jours de stockage à 37°C. Cette nymphe est cependant morte après son transfert à 27°C.

3.4. Discussion.

Les élevages menés en insectarium ont mis en évidence le rôle de la photopériode dans le déclenchement des arrêts de développement de *H. armigera* dans notre zone d'étude. Le travail de laboratoire a permis de confirmer que l'induction se produisait en jours courts. L'induction photopériodique observée est faible sous 12 heures de jour et plus forte sous 11h30. Pour des populations de Bouaké (Côte d'Ivoire) et Dakar (Sénégal), BAGAYOKO (1980) note également des taux de diapause sous 10 heures de jours supérieurs à ceux obtenus sous 12 heures de jour. HMIMINA *et al.* (1993) confirment ces résultats et les observent également pour des populations d'autres origines géographiques, bien que cette influence de la longueur des jours courts (8, 10 et 12 heures) sur le taux d'entrée en diapause photopériodique n'apparaisse pas statistiquement significative.

L'existence d'un contrôle de la diapause par la photopériode sous les tropiques peut paraître à première vue surprenant, compte-tenu de la faible amplitude des variations de la longueur du jour sous ces latitudes. La synthèse bibliographique de DENLINGER (1986), consacrée à la diapause en zone intertropicale, permet toutefois de constater que le rôle de la photopériode n'est pas exceptionnel dans ce milieu. Les exemples de diapause photopériodique recensés par DENLINGER concernent tous des

diapause de saison sèche induites par des jours courts, observées uniquement dans des régions relativement éloignées de l'équateur, où les variations de la longueur du jour restent sensibles.

Les travaux menés au laboratoire confirment l'effet inhibiteur d'une température relativement forte (27°C) sur l'induction photopériodique, déjà mis en évidence par ROOME (1979) et HACKETT et GATEHOUSE (1982a). Cet effet inhibiteur des hautes températures sur l'induction de la diapause photopériodique semble être de règle chez les espèces présentant une diapause photopériodique, tant en zone tropicale qu'en zone tempérée (DENLINGER, 1986).

Cependant, à l'instar de HACKETT et GATEHOUSE (1982a), nous avons également montré que des températures alternées (relativement élevée de jour et relativement basse de nuit) appliquées au seul stade larvaire pouvaient permettre d'obtenir un faible taux d'individus en diapause photopériodique. Ces résultats permettent de penser que des nymphes en diapause photopériodique peuvent être produites dans des conditions où les larves sont soumises à des températures diurnes élevées et des températures nocturnes plus basses, comme c'est le cas de fin septembre à fin janvier.

De plus, à la suite d'une induction photopériodique en températures alternées, l'action d'une température relativement basse (21°C) ou élevée (37°C) sur les stades prénymphal et nymphal permet de rétablir un taux de diapause équivalent à celui obtenu sous une température constante de 21°C. Le résultat obtenu à 21°C est à rapprocher de ceux de HACKETT et GATEHOUSE (1982a) qui avaient également montré qu'il était possible d'induire une diapause photopériodique en appliquant des conditions inductrices aux seules prénymphes et nymphes et en laissant les larves en conditions non inductrices. Le résultat obtenu à 37°C est par contre plus original, dans la mesure où il montre que le rôle des hautes températures s'inverse totalement en passant de 27°C à 37°C.

Pour les populations présentes sur le coton en octobre, les températures du sol, qui s'élèvent en début de saison sèche, permettent ainsi de renforcer l'induction de la diapause photopériodique. De même, pour les populations infestant d'octobre à février les périmètres maraîchers et les cultures maraîchères de bas-fond, les faibles températures nocturnes de l'air et les températures relativement basses du sol permettent la production de chrysalides en diapause photopériodique.

HMIMINA (1986) a montré que le transfert à 30°C de chrysalides en diapause photopériodique provoquait une levée de la diapause chez la totalité des individus en 14 jours. Par contre le transfert à 37°C de chrysalides en diapause photopériodique nous a permis de distinguer trois types de nymphes. Chez un premier groupe de chrysalides, le transfert à 37°C a provoqué la levée immédiate de la diapause. L'émergence des adultes est intervenue rapidement, en moins de 15 jours. Pour le second groupe de chrysalides, l'émergence des adultes s'est produite entre 58 et 110 jours après le transfert à 37°C. Dans une expérience similaire à la nôtre, HACKETT et GATEHOUSE (1982a) n'ont pas pu observer ce type de nymphes, probablement en raison d'une durée trop courte de stockage à haute température (79 jours à 34°C). Un troisième groupe de chrysalides a vu son développement de diapause totalement bloqué après son transfert à 37°C. Un retour à 27°C après 4 mois de stockage à 37°C s'est accompagné d'une

émergence rapide des adultes (en 14 jours en moyenne). Après près de 6 mois de stockage à 37°C, la mortalité a été totale et aucun adulte n'a été obtenu.

Les résultats obtenus chez *H.armigera* sont à rapprocher de ceux de GALICHET (1964), qui a montré que le transfert à 38°C de nymphes de *Diparosis watersi* en diapause (sous l'effet de températures nocturnes basses) provoque également un blocage total du développement de diapause, les émergences ne reprenant que lorsque la température redescend à 30°C.

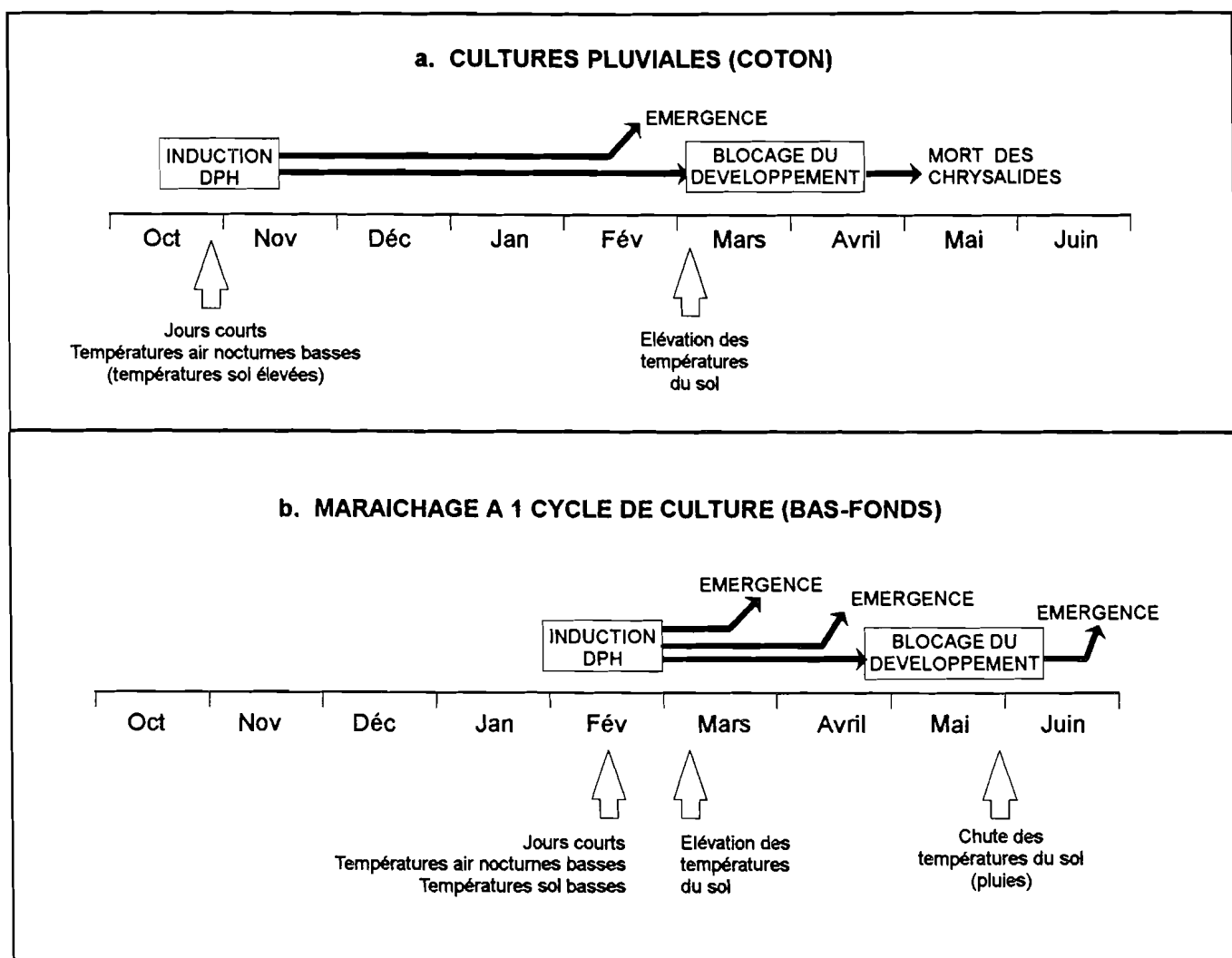


Figure 27 - La diapause photopériodique (DPH) dans le cycle évolutif de *H.armigera*.

Le travail mené en insectarium nous a permis de montrer que des chrysalides en diapause photopériodique pouvaient se former en début novembre en culture cotonnière. Ces nymphes diapausantes peuvent être soumises dès leur formation à des températures de sol élevées ou voir la température s'élever progressivement du fait de la défoliation des cotonniers (voir Figure 27a). Sous l'effet de ces fortes températures, l'émergence d'une partie des adultes va être différée de 2 à 4 mois et va donc avoir lieu en pleine saison sèche entre février et mars, à une période où la survie de l'insecte n'est pas possible. Rappelons que les chrysalides diapausantes récoltées dans le sol d'anciennes parcelles de coton en janvier-

4.1.2. Résultats.

Le Tableau 10 présente les résultats obtenus.

Tableau 10 - Arrêt de développement nymphal induit par les hautes températures. Effets de la température d'exposition (LO 16:8) et du sexe.

	température d'exposition				
	27/43°C	34°C	35°C	37°C	
				mâles	femelles
nombre total de nymphes	120	184	77	38	23
taux d'arrêt de développement (pour cent)	-	0	6,5	94,7	60,9

A 34°C aucune dormance n'est observée. A 35°C, un faible taux de chrysalides cessent leur développement nymphal; ce taux augmente fortement lorsque la température est de 37°C. A 43/27°C, l'expérience s'est soldée par la mort de la totalité des larves.

Un effet marqué du sexe est observé à 37°C, les chrysalides mâles présentant un taux de dormance significativement plus élevé que les femelles ($\chi^2 = 11,12$; $p = 0,0015$).

Les expérimentations décrites ci-dessus mettent en évidence un phénomène de dormance, induite par les températures élevées supérieures à un seuil de 34°C, qui se manifeste préférentiellement chez les mâles.

4.2. Stades sensibles à l'induction de l'arrêt de développement à haute température.

Après avoir mis en évidence le phénomène de dormance chaude, nous avons tenté de déterminer les stades de l'insecte sensibles à cette action des hautes températures.

4.2.1. Matériel et méthodes.

Dans une première expérimentation, des lots de larves ont été transférés de 27°C (LO 16:8) vers 37°C (LO 16:8). Sept lots ont été transférés respectivement 4, 6, 8, 10, 12, 14 et 16 jours après l'éclosion des larves. Trois lots ont été transférés 1 jour (chrysalide formée dans les 24 heures précédant le transfert), 2 jours et 3 jours après la mue nymphale. Une seconde expérimentation a été conduite sur le même principe que la première afin de confirmer les résultats obtenus. Cependant, un dysfonctionnement de l'enceinte climatique a conduit à l'application d'une température de 36°C au lieu des 37°C prévus.

4.2.2. Résultats.

Le Tableau 11 présente les résultats obtenus lors de la première expérimentation.

Tableau 11 - Influence de l'âge de transfert à 37°C (E+n = n jours après l'éclosion; N1, N2, N3 = nymphes de 1, 2, 3 jours) sur le taux d'arrêt de développement des chrysalides.

stade de transfert à 37°C	taux de chrysalides en arrêt de développement (pour cent)		nombre total de chrysalides
E+6	66,7	ab	3
E+8	58,3	ab	12
E+10	82,4	a	17
E+12	37,5	ab	24
E+14	62,5	ab	8
E+16	25,0	b	28
N1	0	c	45
N2	0	c	36
N3	0	c	38

les pourcentages suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents par un test de FISHER au risque α de 5 pour cent.

La mortalité du lot de larves transférées 4 jours après l'éclosion a été totale. Le taux de dormance maximal (82,4 pour cent) est observé avec un transfert des larves 10 jours après l'éclosion. Un transfert 16 jours après éclosion réduit le taux de dormance. Il apparaît qu'aucune dormance ne se manifeste lorsque le transfert à haute température intervient après la mue nymphale.

La seconde expérience vient compléter ces observations; les stades de transfert ont ici été repérés par rapport à la mue nymphale (Tableau 12).

Tableau 12 - Influence de l'âge de transfert à 36°C (LO 16:8) sur le taux d'arrêt de développement nymphal des chrysalides (N1, N2, N3 = nymphes âgées de 1,2,3 jours).

âge de transfert à 36°C (en jours par rapport à la mue nymphale)	taux de chrysalides en arrêt de développement (pour cent)		nombre total de chrysalides
-13 à -11	6,7	bcd	15
-10 à -9	20,0	bc	20
-8 à -7	56,3	a	16
-6 à -5	28,6	abc	14
-4 à -3	36,4	ab	22
-2 à -1	0	cd	14
N1	0	d	47
N2	0	d	62
N3	0	d	41

les pourcentages suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents par un test de FISHER au risque α de 5 pour cent.

Ces résultats confirment l'absence de dormance en cas de transfert à haute température après la mue nymphale, mais également lorsque ce transfert intervient dans les 2 jours précédant la mue, c'est à dire au stade prénympal.

4.3. Seuil énergétique d'induction de la diapause thermique chaude.

4.3.1. Matériel et méthodes.

Nous nous sommes intéressés à l'induction de la diapause thermique chaude sous les différents régimes de températures alternées suivants (sous LO 16:8):

- 35°C (8h) / 27°C (16h)
- 37°C (12h) / 27°C (12h)
- 37°C (8h) / 27°C (16h)
- 37°C (6h) / 27°C (18h)
- 37°C (5h) / 27°C (19h)
- 37°C (4h) / 27°C (20h)

Avant leur transfert sous ces différents régimes de température, les larves étaient élevées à 27°C (LO 16:8) durant les 10 jours suivant l'éclosion.

4.3.2. Résultats.

Aux résultats obtenus avec les régimes de températures alternées, nous avons joint dans le Tableau 13 les résultats déjà obtenus à températures constantes (cf paragraphe 4.1.).

Tableau 13 - Taux de diapause thermique chaude sous différents régimes de températures alternées ou constantes.

thermopériode	degrés-heure>34°C accumulés par 24 h	taux de diapause	nombre total de chrysalides
37°C	72	82,0	61
37°C (16h) / 27°C (8h)	48	40,7	113
37°C (12h) / 27°C (12h)	36	0	53
35°C	24	6,5	77
37°C (6h) / 27°C (18h)	18	0	27
35°C (16h) / 27°C (8h)	16	0	80
37°C (5h) / 27°C (19h)	15	0	25
37°C (4h) / 27°C (20h)	12	0	24

Afin de faciliter l'interprétation de ces données, nous avons calculé, pour les différents régimes de température, la quantité de degrés-heure accumulés par 24 heures. Le seuil de température utilisé pour ces calculs a été la température que nous avons identifiée comme seuil d'apparition de la diapause thermique chaude, soit 34°C. Cette présentation permet de constater que 24 degrés-heure (DH) est la plus faible valeur permettant une induction de la diapause thermique chaude. A 18 DH, aucune induction n'est observée. Le seuil minimal d'induction de la diapause thermique chaude est donc compris entre 18 et 24 DH.

L'induction de la diapause thermique chaude doit concerner une partie de la vie larvaire pour être effective (cf paragraphe 4.2.). Pour obtenir une diapause thermique chaude, il faut donc que les températures de l'air soient suffisamment fortes pour permettre aux larves d'accumuler la quantité de

degrés-heure minimale nécessaire à l'induction. Afin de déterminer les régions et les époques où la diapause thermique chaude peut se déclencher, nous avons calculé les quantités de degrés-heure accumulés par 24 heures, à partir des relevés de différentes stations météorologiques de l'ouest du pays.

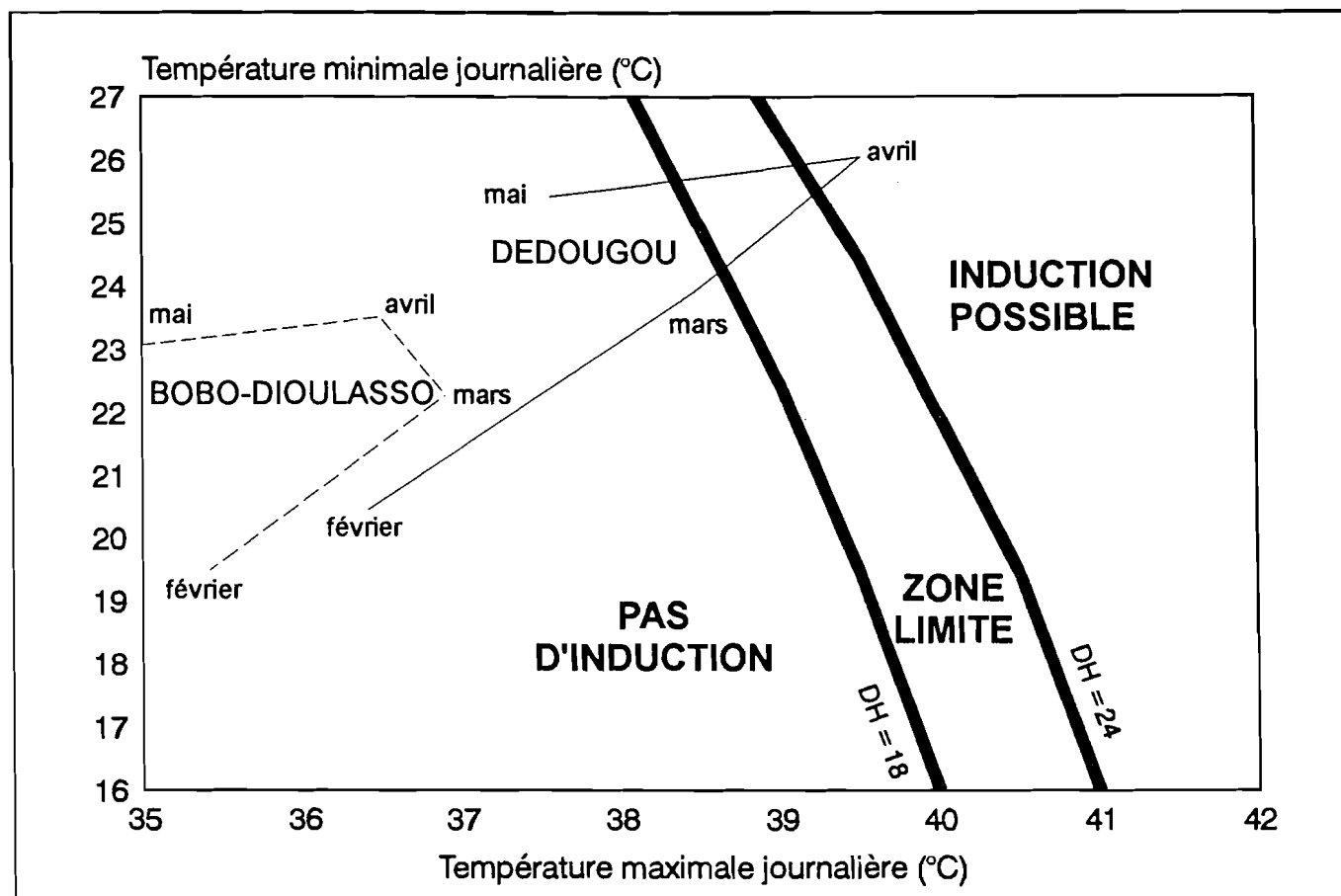


Figure 28 - Valeurs limites des températures minimum et maximum journalières de l'air, permettant l'induction de la diapause thermique chaude.

Les calculs ont été réalisés selon une technique dérivée de SEVACHERIAN *et al.* (1977) que nous avons déjà évoquée précédemment (voir 2e partie): évolution linéaire des températures entre le minimum et le maximum journalier, seuil minimal de 34°C. La Figure 28 présente, en fonction des températures minimum et maximum journalières, le profil des courbes limites 18 et 24 degrés-heure. Sur cette figure, nous avons également reporté les courbes d'évolution des températures minimales et maximales moyennes mensuelles (moyennes 1925-1983) de Dédougou et Bobo-Dioulasso (localités respectivement au nord et au sud de la zone cotonnière).

Cette représentation permet d'observer que l'induction de la diapause thermique chaude ne semble possible que dans les régions les plus chaudes de la zone cotonnière, telle que celle de Dédougou. Il convient cependant de considérer ces résultats avec prudence, dans la mesure où les températures

moyennes relevées sous abri ne reflètent vraisemblablement que de façon lointaine les températures subies par les larves au sein du couvert végétal ou à l'intérieur des organes qu'elles attaquent.

La Figure 28 montre également que la diapause thermique chaude ne peut, au mieux, être induite que durant les mois les plus chauds de l'année, entre mars et mai. Nous avons vu que cette période correspondait à une réduction puis une disparition des populations de *H. armigera* sur les cultures maraîchères, avant leur réapparition en juin. La diapause thermique chaude apparaît donc comme un mécanisme qui permettrait au ravageur de franchir cette période hostile, où quasiment tous ses hôtes ont disparu.

4.4. Action de la photopériode sur l'induction de la diapause thermique chaude.

Notre objectif était ici de compléter notre étude de la diapause thermique chaude en s'intéressant à l'influence de la photopériode sur son induction.

4.4.1. Matériel et méthodes.

Les larves utilisées dans cette expérience ont été élevées à 27°C durant les 10 jours suivant l'éclosion. Deux lots de larves ont été formés dès l'éclosion: le premier maintenu sous une photopériode de LO 12:12 et le second sous une photopériode de LO 16:8. Au 11^e jour suivant l'éclosion, les deux lots de larves ont été transférés à 37°C, toujours sous la même photopériode. Les chrysalides en diapause ont été dénombrées 5 jours après la mue nymphale.

4.4.2. Résultats et discussion.

Le Tableau 14 présente les résultats obtenus.

Tableau 14 - Influence de la photopériode sur l'induction de la diapause thermique chaude.

Traitements	Taux de diapause (pour cent)	Nombre de chrysalides
37°C LO 16:8	39,7	56
37°C LO 12:12	32,1	63
$\chi^2 = 0,73$ (1 ddl)		$p = 0,4471$

Les taux de dormance obtenus sous les deux photopériodes sont peu différents. La réalisation d'un test χ^2 confirme qu'il n'existe pas d'influence significative de la photopériode sur l'induction de la dormance chaude.

4.5. Réactivation des nymphes en diapause thermique chaude.

4.5.1. Matériel et méthodes.

Un lot de larves a été soumis à des conditions permettant l'induction de la dormance chaude: 37°C sous une photopériode de LO 12:12. Ce traitement a permis l'obtention de 42 nymphes en arrêt de développement.

Ces nymphes en dormance ont été conservées à 37°C, dans l'obscurité complète, durant 60 jours. Passé ce délai, la moitié des chrysalides survivantes a été transférée à 27°C LO 12:12, les autres restant à 37°C. L'évolution des taux de mortalité et de dormance ont été régulièrement suivis, ainsi que la durée de la fin du développement nymphal des nymphes transférées à 27°C.

4.5.2. Résultats.

Sur les 42 chrysalides initiales, seules 27 (64,3 pour cent) ont survécu à 60 jours de conservation à 37°C. Treize de ces chrysalides ont été transférées à 27°C. Sur ces 13 chrysalides, 8 ont permis l'émergence d'adultes et les autres sont mortes. Les 8 adultes ont émergé en $15,5 \pm 1,1$ jours.

Un contrôle réalisé après un total 85 jours de stockage à 37°C a montré que les 14 chrysalides du 2e lot maintenu à 37°C étaient mortes.

Ces résultats montrent donc que la dormance chaude permet la survie de chrysalides à 37°C pendant une durée d'au moins 60 jours (mais pas au-delà de 85 jours).

Il est important de noter que parmi les chrysalides ne présentant pas d'arrêt de développement à 37°C, aucune n'a pu donner naissance à des adultes viables. Dans la plupart des cas, les nymphes meurent en quelques jours. Dans d'autres cas, on observe un symptôme typique: la nymphose se poursuit jusqu'à son terme, mais lors de l'émergence, seul l'abdomen de l'adulte est capable de sortir de l'exuvie nymphale, le reste du corps reste bloqué, ce qui entraîne la mort de l'individu. Les chrysalides conservées 60 jours à 37°C donnent naissance à des adultes viables (dont nous n'avons cependant pas contrôlé la fertilité). L'émergence se produit rapidement, sans retard notable par rapport à des nymphes maintenues en permanence à 27°C.

4.6. Discussion.

Nos expériences ont permis de mettre en évidence chez *H. armigera* un mécanisme original de diapause du stade nymphal, induit sans effet notable de la photopériode par l'application de températures supérieures à 34°C à partir du stade larvaire. Les individus mâles apparaissent plus sensibles à ce phénomène que les femelles.

Après 2 mois de stockage des nymphes à 37°C, la reprise de développement à 27°C s'effectue rapidement, sans retard par rapport à des nymphes maintenues constamment à 27°C. La rapidité de cette réactivation peut conduire à se demander si nous ne sommes pas en présence d'une quiescence. Si l'on se

réfère à la classification des dormances de MANSIGH (1971), la réponse est sans ambiguïté négative. L'arrêt de développement concerne en effet ici exclusivement le stade nymphal, alors qu'une quiescence peut se produire à n'importe quel stade dès que les conditions de milieu s'éloignent trop de l'optimum de développement de l'insecte. De plus, il existe dans notre cas une phase préparatoire de l'arrêt de développement, puisque l'induction doit obligatoirement débiter au stade larvaire pour que la diapause se manifeste au stade nymphal.

Cependant, il est difficile de déterminer si l'arrêt de développement à haute température s'apparente à une oligopause ou à une diapause telles que définies par MANSIGH (1971). A cet effet, il serait intéressant de déterminer si cette dormance présente une "phase réfractaire" (ou développement de diapause selon ANDREWARTHA, 1952), période située en début de diapause, durant laquelle la reprise de développement est impossible même si les conditions de milieu redeviennent favorable (MANSIGH, 1971). Notre expérimentation de réactivation à 27°C des nymphes en arrêt de développement ne fournit pas la réponse désirée, dans la mesure où le stockage préalable de 2 mois à 37°C peut avoir permis d'achever le développement de diapause.

S'il est possible de classer notre diapause thermique chaude parmi les estivations de MANSIGH (dormance induite par une température supérieure à l'optimum), il est plus difficile de lui appliquer le terme de "diapause estivale" défini par MASAKI (1980). La diapause estivale est en effet essentiellement contrôlée par la photopériode, induite par les jours longs et les températures élevées, levée par les jours courts et les températures basses. MASAKI souligne lui-même que la notion de diapause estivale ne concerne que les insectes en dormance durant les étés des régions tempérées et ne peut s'appliquer aux arrêts de développement des insectes en zone tropicale.

Face à ces difficultés de faire entrer dans une classification existante le mécanisme que nous avons mis en évidence, nous avons choisi de nommer ce phénomène "diapause thermique chaude", par analogie avec la diapause thermique de BUES *et al.* (1989), qui pourra être ainsi qualifiée de "froide".

Nous avons vu que la survie des nymphes en diapause thermique chaude ne pouvait dépasser 3 mois. La forte demande énergétique nécessaire à l'induction de cette diapause limite les possibilités d'induction à la saison sèche chaude (mars à avril), sans qu'il soit même certain qu'elle puisse se produire dans les parties les plus méridionales de la zone cotonnière. Cette diapause thermique chaude apparaît ainsi comme un mécanisme permettant à *H. armigera* de franchir la période d'avril-mai, où nous avons vu précédemment que le ravageur suspendait totalement son activité (voir Figure 29). Il convient cependant de rester prudent sur l'importance du rôle que joue cette diapause dans le cycle de *H. armigera*, dans la mesure où nous n'avons pas pu observer de nymphes en diapause thermique chaude ni sur le terrain (les prospections ayant été très restreintes) ni en insectarium (où les expérimentations ont été suspendues en avril du fait de l'apparition d'une virose dans l'élevage).

La diapause thermique chaude que nous avons ici mise en évidence chez *H. armigera*, n'a jamais été décrite. Seuls MURRAY et WILSON (1991) signalent qu'un phénomène de ce type aurait été décelé en

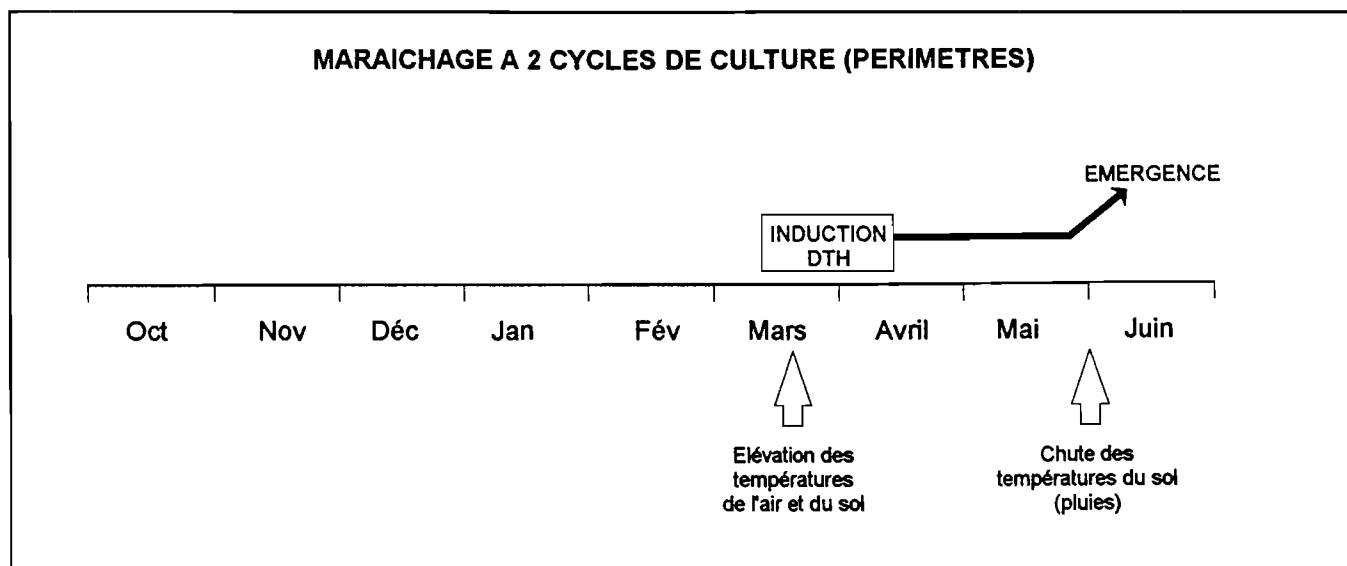


Figure 29 - La diapause thermique (DTH) dans le cycle évolutif de *H.armigera*.

Australie, sans toutefois fournir d'autres informations. Il n'existe que peu d'exemples de dormance similaire chez d'autres insectes. Dans sa revue des dormances des insectes en zone tropicale, DENLINGER (1986) ne relève que des cas de diapause associée à des températures nocturnes basses.

BUTLER *et al.* (1985 a et b) ont mis en évidence chez *H.virescens* un arrêt de développement du stade nymphal induit par action de températures supérieures à 32°C à partir du stade larvaire (avec une sensibilité maintenue durant les premiers jours du stade nymphal). L'influence de la photopériode sur ce mécanisme est faible, bien que significative. La reprise de développement à 27°C est rapide (moins de 20 jours), d'autant plus rapide que la température ayant provoqué l'induction est élevée. Ici également, les mâles sont plus sensibles à l'induction que les femelles. Ce phénomène apparaît extrêmement proche de la diapause thermique chaude de *H.armigera*, la seule différence résidant dans la sensibilité des premiers jours du stade nymphal à l'induction. Cependant, BUTLER *et al.* (1985a) ont induit la diapause par application de températures alternées de 24/41°C, sous une photopériode de LO 12:12 qui est inductrice de diapause photopériodique chez *H.virescens* (BENSCHOTER, 1968). Il est donc possible que les individus entrant en diapause après induction thermique au stade nymphal soient en fait en diapause photopériodique (puisque nous avons vu que les cycles à une température relativement basse et l'autre élevée permettaient une telle induction).

GALICHET (1964) indique également chez *Diparopsis watersi* la présence d'une diapause induite par action d'une température de 38°C à partir du stade prénymphé. Cette diapause, relativement courte (levée en 30 à 60 jours à 30°C), concerne essentiellement les mâles.

Nous avons vu que la diapause thermique chaude ne pouvait être induite que durant les mois les plus chauds, en mars et avril. A cette période, les seules populations concernées sont observées sur les cultures maraîchères. Or, SANOU (1989) indique que le développement du maraîchage dans le pays ne s'est opéré que dans les années 1930 avec la colonisation française. Avant cette époque relativement récente, les

populations de *H.armigera* des zones soudaniennes n'avaient pas l'opportunité d'exprimer ce caractère diapausant, sur l'origine duquel on peut s'interroger. On peut émettre l'hypothèse que ce caractère ait été "acquis" par *H.armigera* en zone Méditerranéenne où les étés chauds et secs peuvent représenter pour l'insecte une saison hostile. Il serait intéressant de rechercher l'existence de cette diapause chez des populations originaires d'Afrique du Nord. Les premiers tests menés par BUES (communication personnelle) semblent indiquer que les populations de *H.armigera* du sud de la France ne présentent pas d'aptitude à la diapause thermique chaude.

CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE:

La Figure 30 récapitule les rôles des deux diapauses de *H. armigera* dans son cycle évolutif. En zone cotonnière, la diminution de la longueur du jour, associée à des températures nocturnes relativement basses, permet l'apparition d'une diapause photopériodique chez une partie des nymphes produites en fin octobre et début novembre à partir des dernières populations larvaires infestant le coton. L'incidence de cette diapause en conditions naturelles apparaît faible, la densité de chrysalides diapausantes dans le sol est très basse. Chez certaines des nymphes diapausantes, l'élévation des températures du sol en début de saison sèche provoque un fort ralentissement ou un blocage du développement de diapause. Pour une partie des chrysalides, la morphogénèse reprend au bout de trois à quatre mois et les adultes débutent leur émergence à partir de la fin février, à une période où l'insecte s'avère incapable de développer des populations larvaires. Il ne semble pas que des chrysalides diapausantes puissent survivre durant les sept mois de saison sèche de novembre à mai et permettre l'émergence d'adultes en juin. Par contre, les populations larvaires présentes en zone cotonnière jusqu'en janvier-février sur le maraîchage de bas-fond peuvent également produire des nymphes diapausantes dans les mêmes conditions que sur le coton en novembre. Ces chrysalides en diapause photopériodique, à développement de diapause freiné ou bloqué par les fortes températures du sol, peuvent permettre l'émergence d'adultes en juin après 3 à 4 mois de survie dans le sol.

Sur les périmètres maraîchers où deux cycles de culture de saison sèche sont possibles, les populations larvaires présentes jusqu'en fin février peuvent ici aussi permettre la production de nymphes en diapause photopériodique dont l'émergence intervient en juin. Un second mécanisme de diapause induit par les fortes températures à partir du stade larvaire, déterminerait un arrêt de développement chez une partie des chrysalides formées en mars-avril. Cette diapause thermique chaude permettrait la survie de nymphes durant la période d'avril-mai, où les infestations larvaires cessent. L'importance réelle de cette diapause dans le cycle du ravageur reste à confirmer.

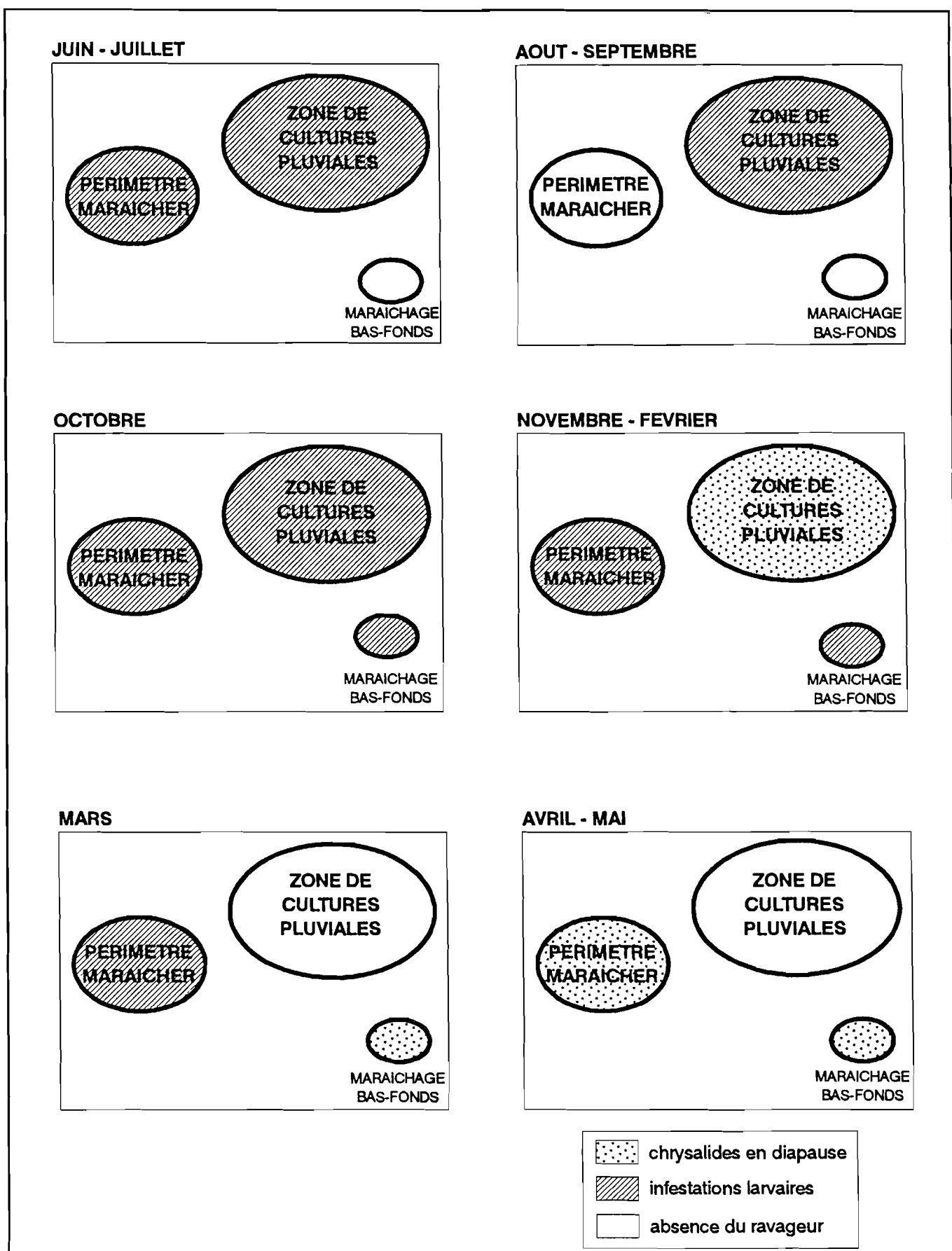


Figure 30 - Rôle des différents types de diapause dans le cycle évolutif de *H. armigera*.

QUATRIÈME PARTIE:

ÉTUDE DES FLUX MIGRATOIRES

Plusieurs espèces des genres *Helicoverpa* (*zea*, *punctigera* et *armigera*) et *Heliothis* (*virescens*) sont connues pour leurs aptitudes migratrices. L'étude de leurs déplacements a fait l'objet de nombreux travaux dont plusieurs synthèses ont été réalisées (WIDMER et SCHOFIELD, 1983; FARROW et DALY, 1987; DRAKE, 1991). A l'image de FARROW et DALY (1987), il est possible de distinguer plusieurs types de déplacements, bien que les limites entre ces diverses catégories soient floues:

- les mouvements sur de courtes distances, à l'intérieur ou à proximité du couvert végétal, essentiellement motivés par l'alimentation, la ponte ou la recherche d'un abri diurne.

- les vols sur 1 à 10 km, entre différents habitats ou entre zones de ponte, d'alimentation ou d'abri. Ces vols sont orientés et restent limités en altitude à la "couche biologique" ("biological boundary layer" de TAYLOR, 1974), où la vitesse de l'insecte reste supérieure à celle du vent.

- les déplacements sur de longues distances (plusieurs centaines de kilomètres). Ces vols s'effectuent au-delà de la couche biologique, ils ne sont pas orientés et se font dans le sens du vent. Des études menées au radar ont permis de montrer que les papillons s'engageant dans de tels vols prenaient l'air dans la demi-heure suivant la tombée de la nuit, atteignaient des altitudes de 1 km ou plus et pouvaient de déplacer de plusieurs centaines de kilomètres en une nuit (DRAKE et FARROW, 1985).

L'objectif que nous nous sommes fixé dans cette dernière partie de notre travail est la recherche de migrations de *H.armigera* entre agroécosystèmes de la zone soudanienne du Burkina Faso et également entre cette zone soudanienne et les zones méridionales soudano-guinéenne ou guinéenne de Côte d'Ivoire.

Les méthodes employées par divers auteurs pour étudier de tels déplacements chez *H.armigera* sont très variées et peuvent être regroupées en plusieurs catégories (DRAKE, 1991):

- l'observation directe des mouvements par radar (DRAKE et FARROW, 1985) ou matériel optique d'observation nocturne (LINGREN *et al.* 1978).

- l'interception des insectes au cours de leurs déplacements en altitude, à l'aide de filets montés sur avion ou de pièges lumineux ou à succion placés en altitude (BOWDEN et GIBBS, 1973).

- l'étude des relations entre les captures d'adultes et les populations larvaires. Des captures d'adultes dans un lieu ou à une époque où ils ne peuvent avoir été produits localement peuvent ainsi fournir des indices de migration (FITT et DALY, 1989; WILSON, 1983).

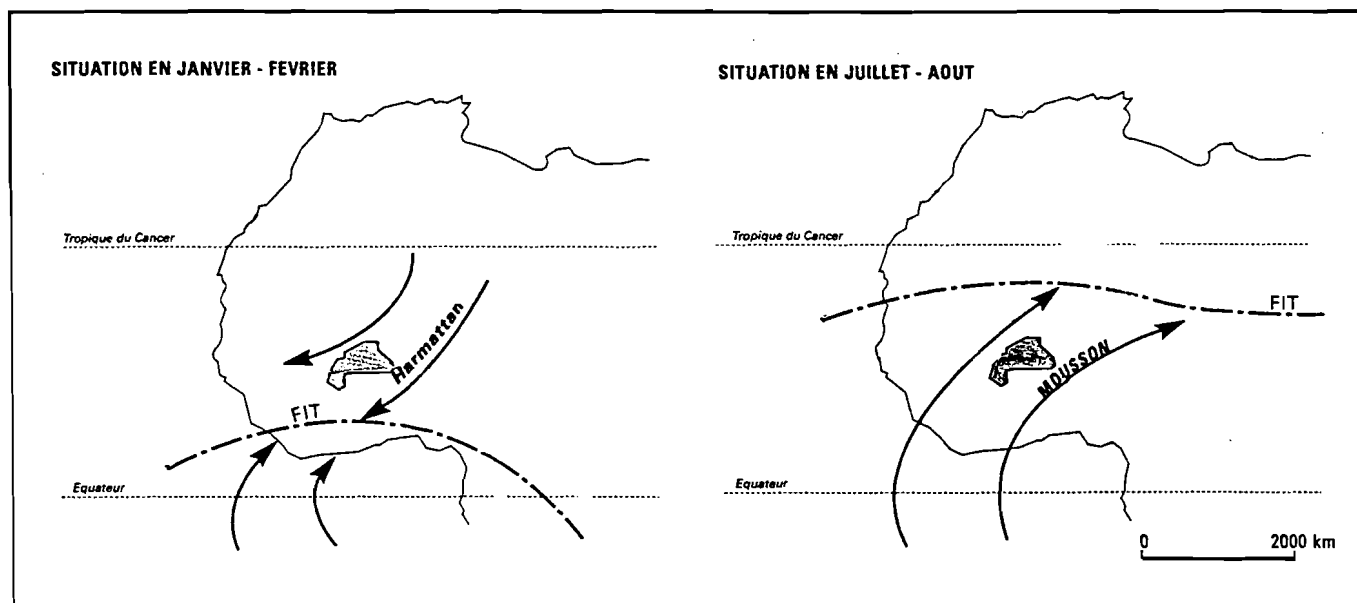
- la recapture d'adultes après marquage artificiel, par un radio-isotope (VAN STEENWYK *et al.* 1978), un colorant (BELL, 1988)... L'étude de marqueurs naturels peut également permettre de déterminer l'origine géographique ou le degré de dispersion des individus. Ces marqueurs peuvent être des maladies (WELLINGTON, 1962), parasites (HUGHES et NICHOLAS, 1974), pollens (HENDRIX *et al.* 1987) ou la composition élémentaire des insectes (BOWDEN *et al.* 1979). Des caractères morphologiques tels que la taille, l'âge, le degré d'usure ou le développement sexuel (HUGHES et NICHOLAS, 1974; BOWDEN *et al.* 1979; VAISHAMPAYAN et VERMA, 1987), peuvent également fournir des indices de migration. Peuvent également être utilisés des marqueurs génétiques tels que les allozymes (DALY et GREGG, 1985) ou les gènes de résistance aux insecticides (FITT et DALY, 1990).

Dans un premier temps, la mise en place d'un réseau multilocal de piégeage, nous a permis de déterminer les voies possibles de migration de *H.armigera* entre les différents agroécosystèmes et zones écologiques qu'il colonise. Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à la variabilité génétique des populations de *H.armigera*, afin de déduire de leur degré de similitude génétique l'importance des flux migratoires les reliant.

1er chapitre:

DYNAMIQUE DES VOLS D'ADULTES.

La climatologie de l'Afrique de l'Ouest est essentiellement régie par les évolutions de la Zone de Convergence Inter Tropicale (ZCIT), où s'effectue la rencontre des masses d'air issues des Anticyclones permanents Saharien et Austral (ASECNA, 1966). La rencontre de ces deux flux d'air est matérialisée par le Front Inter Tropical (FIT). Au nord du FIT règnent des vents secs de nord à nord-est (Harmattan) et au sud souffle la Mousson, vent humide de sud à sud-ouest (voir Figure 31). Au cours de l'année, le FIT subit une migration saisonnière qui le fait passer de sa position méridionale extrême de 4 à 5° nord en janvier à sa position septentrionale extrême de 24 à 25° nord en août (à la longitude du Burkina Faso).



Plusieurs études ont pu mettre en évidence l'influence des mouvements du FIT sur les migrations ou les piégeages de plusieurs espèces migratrices: en Afrique de l'Est, pour *Spodoptera exempta* (BROWN *et al.*, 1969) et diverses espèces d'orthoptères et de lépidoptères (BOWDEN et GIBBS, 1973), en Afrique de l'Ouest pour des Sphingidae (BOWDEN, 1973) ou le Pyrrhocoridae *Dysdercus voelkeri* (DUVIARD, 1981).

Pour mettre en évidence des mouvements de *Helicoverpa armigera* associés aux déplacements du FIT, nous nous sommes intéressés à la dynamique des captures d'adultes le long d'un réseau de pièges installé du sud de la Côte d'Ivoire au nord de la zone cotonnière du Burkina Faso.

1. MATERIEL ET METHODES.

Cinq localités de piégeage ont été choisies: Daboura, Boni, Bobo-Dioulasso, Bouaké et Agboville (voir Figure 32).



Figure 32 - Emplacement des localités retenues pour l'implantation du réseau de pièges à phéromones.

Les trois localités du Burkina Faso appartiennent au domaine climatique soudanien à 2 saisons. Bouaké appartient à la zone 4 définie par LEROUX (cité par DUVIARD, 1981), où 4 saisons se succèdent: une saison sèche de décembre à février, une saison des pluies de mars à juin, une petite saison sèche en juillet-août et une deuxième saison des pluies de septembre à novembre. A Agboville, on observe comme à Bouaké 2 saisons pluvieuses, avec cependant la différence que de faibles précipitations se produisent également durant les deux périodes correspondant aux saisons sèches à Bouaké.

Le nombre de pièges était de 2 à Daboura, 3 à Boni, 2 à Bobo-Dioulasso, 4 à Bouaké et 2 à Agboville. Les pièges ont été installés dans des zones de cultures pluviales à Daboura, Boni et Bouaké. A Bobo-Dioulasso, les pièges étaient installés sur le périmètre maraîcher de Kunima. A Agboville, les pièges se situaient dans une zone où dominaient des plantations de palmier à huile, caféiers et cacaoyers. Le piégeage s'est déroulé de juin 1991 à juin 1994 à Boni et Bobo-Dioulasso. A partir de mai 1992 à Daboura, et à partir de juin 1992 à Bouaké. Les données correspondant à 2 des pièges placés à Bouaké et aux pièges d'Agboville nous ont été communiquées par M. ATTA.

Le modèle de piège employé a été le même que celui que nous avons utilisé précédemment (piège à eau). Les capsules de phéromone étaient également les mêmes (97:3 de (Z)-11-hexadecenal et (Z)-9-hexadecenal) et changées tous les mois. Le relevé des pièges était effectué chaque jour.

Les données relatives aux positions du FIT ont été obtenues auprès des services météorologiques de l'aéroport de Ouagadougou.

2.RESULTATS.

2.1. Relation entre les pics de captures et la position du FIT.

La Figure 33 présente les fluctuations de la position latitudinale du FIT durant la durée de l'étude. On peut noter l'importance des différences entre les positions minimale et maximale hebdomadaires. A ces déplacements hebdomadaires se surimposent des oscillations quotidiennes de forte amplitude (non visibles sur la figure) pouvant se produire sur plusieurs degrés de latitude.

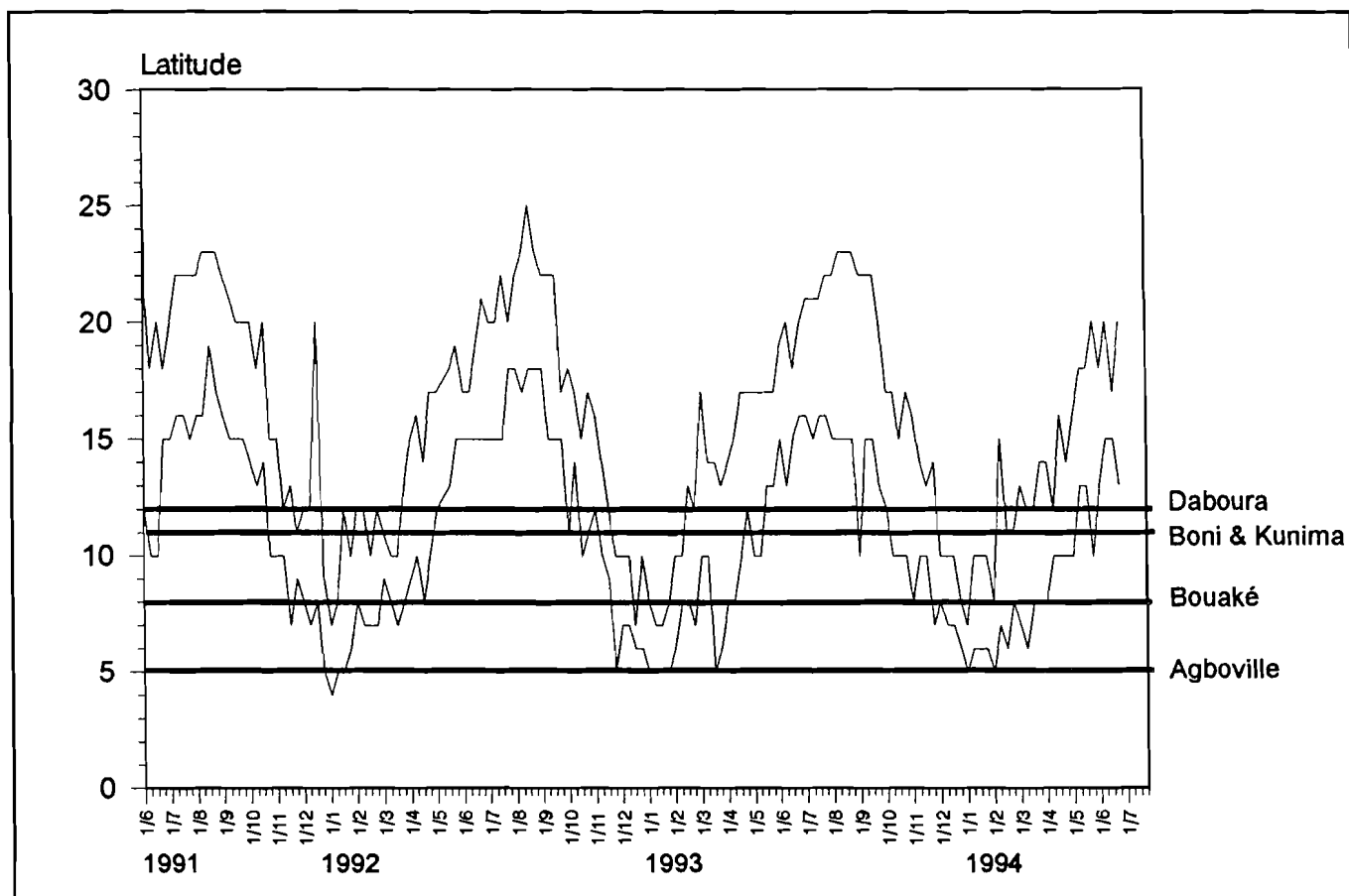


Figure 33 - Positions latitudinales extrêmes hebdomadaires du Front Intertropical à la latitude du Burkina Faso.

A Agboville, localité située le plus au sud de notre dispositif, aucune capture n'a été enregistrée durant les deux années de piégeage.

A Bouaké (voir Figure 34), durant la grande saison des pluies, les captures sont maximales en octobre et novembre, période à laquelle les attaques de *H.armigera* se produisent sur le coton. Les vols cessent durant la saison sèche (décembre à février) et reprennent massivement à partir de fin février début mars, période à laquelle les premières pluies sont enregistrées.

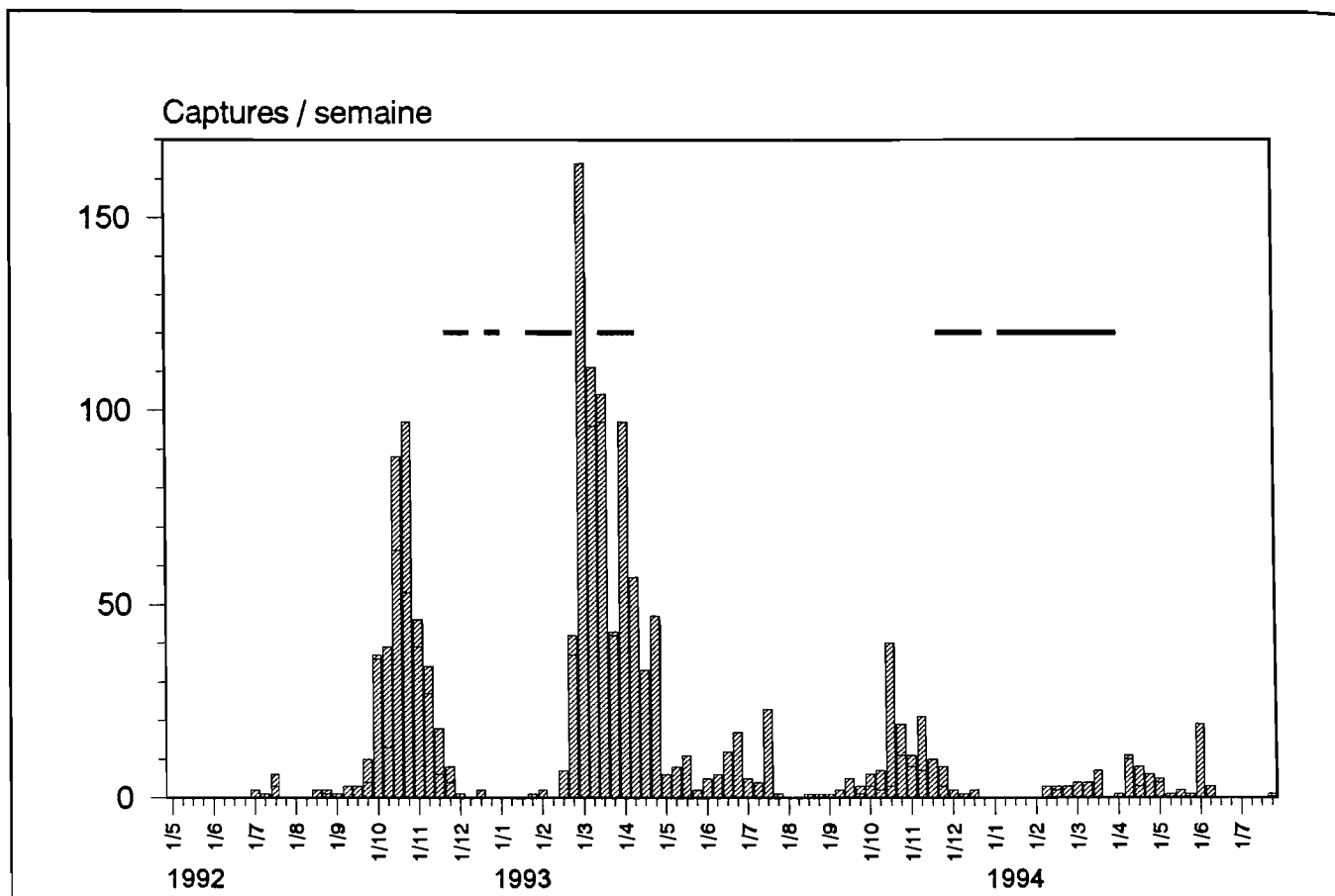


Figure 34 - Piégeage phéromonal de *H.armigera* (histogramme) et périodes de passage du FIT à la latitude de Bouaké (trait gras).

On peut distinguer une association entre les pics de capture et les passages du FIT. Lorsque le Front passe à la latitude de Bouaké dans sa migration vers le nord, un pic de captures se produit dans les semaines qui suivent. En 1993, les premières incursions du FIT se produisent durant la première semaine de février et le pic de captures débute 4 semaines plus tard. En 1994, le FIT passe à la latitude de Bouaké à partir de la deuxième semaine de janvier et les vols débutent 4 semaines plus tard. Lorsque le FIT migre vers le sud, le phénomène inverse se produit. En 1992, le pic se produit 7 semaines avant les premières incursions du FIT et en 1993 le délai est de 5 semaines.

A Daboura et Boni (voir Figure 35 et Figure 36), la période de vol la plus importante se situe durant la saison des pluies, à partir de début juin et jusqu'au début de la saison sèche en novembre. Ces vols coïncident avec la période où des populations larvaires peuvent être observées: sur *Cleome viscosa* en juin

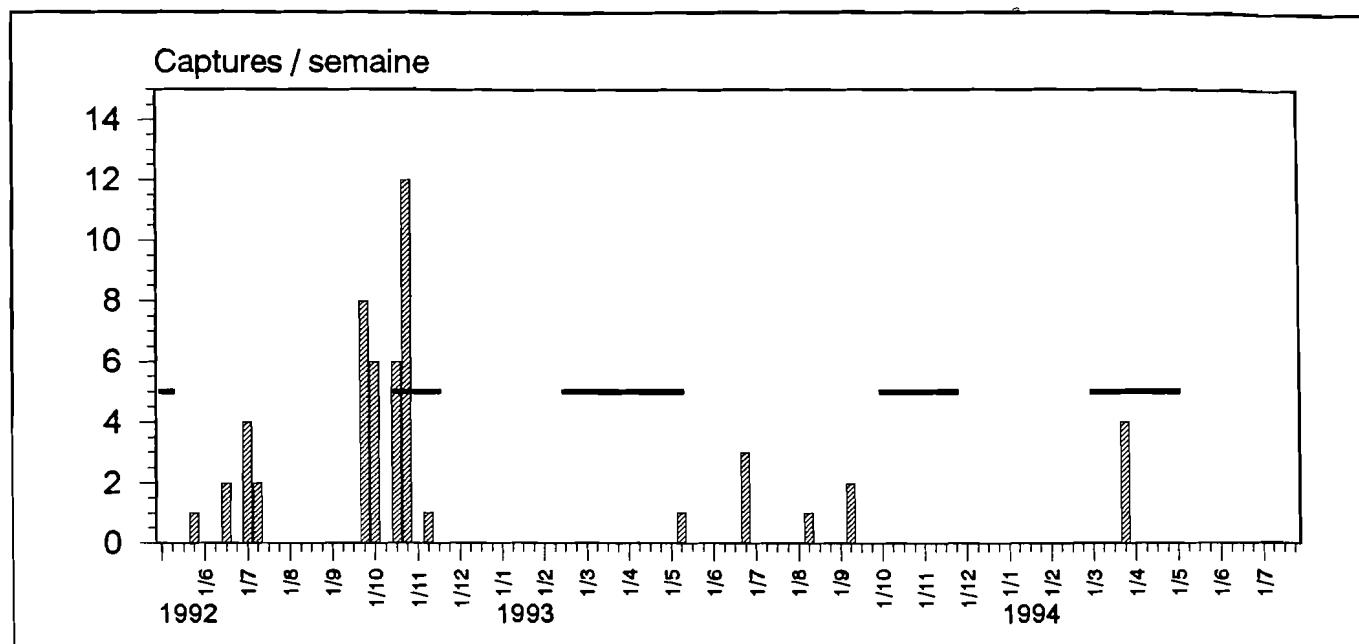


Figure 35 - Piégeage phéromonal de *H.armigera* (histogramme) et périodes de passage du FIT à la latitude de Daboura (trait gras).

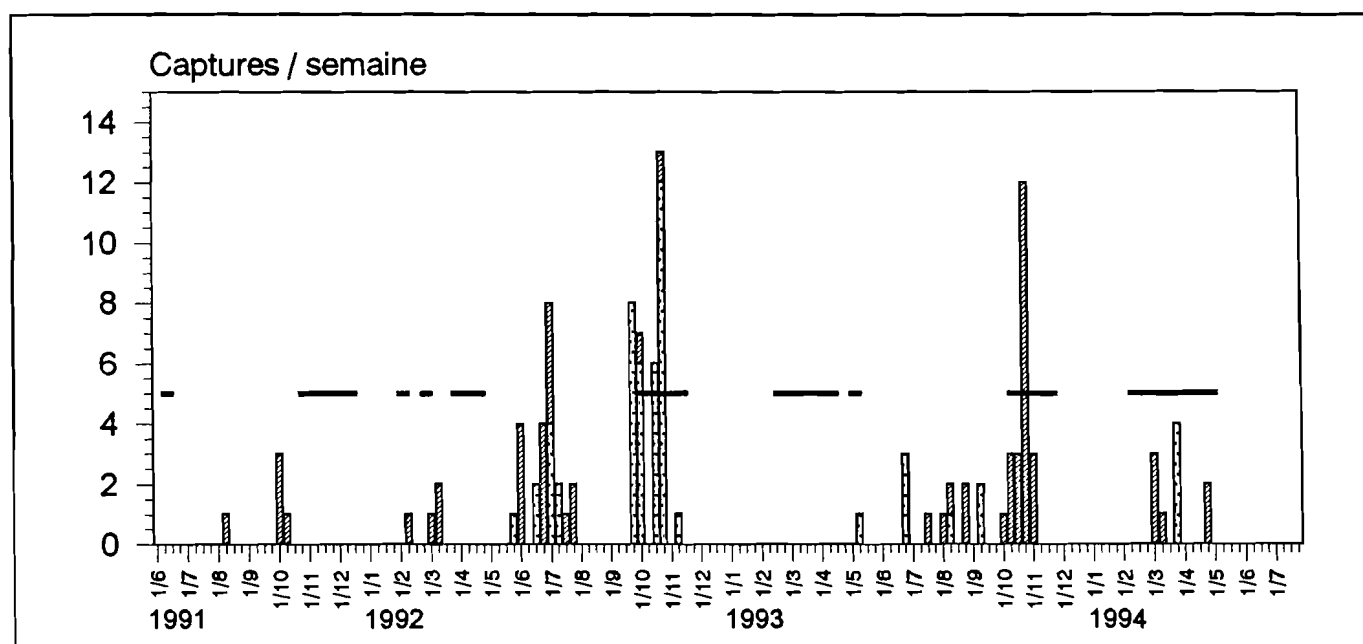


Figure 36 - Piégeage phéromonal de *H.armigera* (histogramme) et périodes de passage du FIT à la latitude de Boni (trait gras).

et juillet, puis sur maïs et coton de juillet à mi-novembre. Des captures de moindre importance peuvent être enregistrées en pleine saison sèche (mars et avril) et durant le régime transitoire (mai), alors qu'aucune population larvaire n'est présente.

L'association des pics de captures avec les passages du FIT est ici plus difficile à cerner, compte tenu des faibles nombres de papillons piégés. On peut cependant noter que le pic de capture débutant durant la dernière semaine de septembre à Daboura se produit 3 semaines avant le passage du FIT dans sa

migration vers le sud. Lors de la migration du FIT vers le nord en 1994, un pic de capture est enregistré la dernière semaine de mars, soit 3 semaines après le passage du Front. De même, à Boni, les pics de captures d'octobre se produisent en 1991, 92 et 93 respectivement 3, 0 et 1 semaines avant les premières incursions du FIT. Inversement, les captures opérées en saison sèche à Boni en 1992 et 1994 se produisent respectivement 1 et 3 semaines après le passage du FIT.

A Bobo-Dioulasso, sur le périmètre maraîcher de Kunima (voir Figure 37), des captures sont observées toute l'année, hormis durant les mois d'août et septembre, où nous avons vu que la culture de la tomate disparaissait quasi totalement. Durant les mois d'avril, mai et la première quinzaine de juin, les captures sont enregistrées alors que les populations larvaires sont quasi inexistantes.

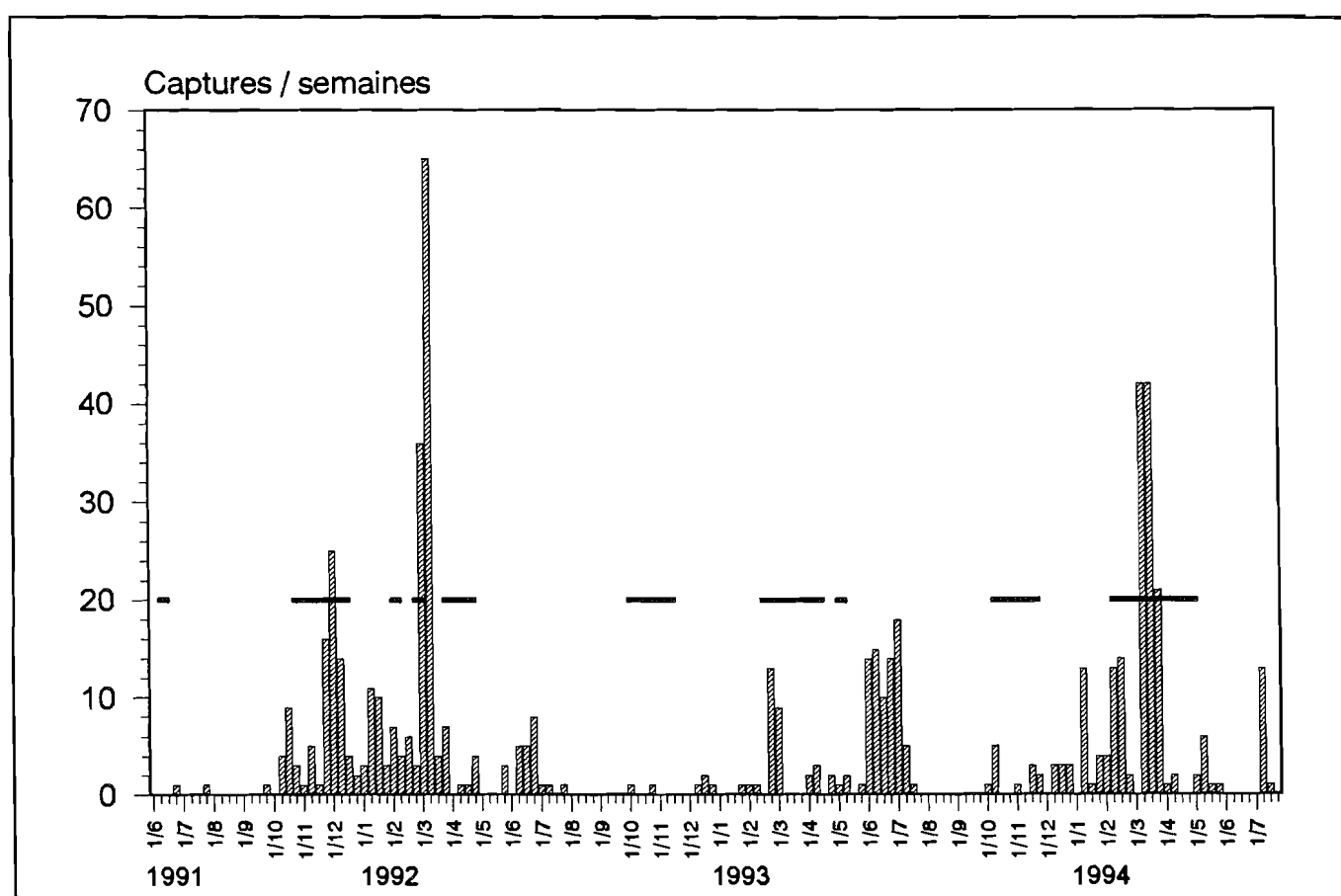


Figure 37 - Piégeage phéromonal de *H. armigera* (histogramme) et périodes de passage du FIT à la latitude de Bobo-Dioulasso (trait gras).

Ici également, l'influence du FIT peut être observée. En 1991 et 1994, la reprise des captures en octobre se produit 2 et 1 semaines avant les premières incursions du FIT. Inversement, les grands pics de captures de février-mars 1992, 1993 et 1994 se produisent respectivement 4, 1 et 4 semaines après que le FIT n'ait commencé à traverser la région dans sa migration vers le nord.

2.2. Variations géographiques de la dynamique des vols.

La Figure 37 fournit en parallèle les cumuls sur 2 ans des captures obtenues sur les différentes localités. Compte-tenu du faible niveau de captures à Boni et Daboura, les résultats de ces deux localités ont été sommés. Les données ont été ramenées à 1piège.

Une élévation du niveau des captures est notée en système de culture pluvial soudanien (Boni et Daboura) entre la dernière décade de septembre et la dernière d'octobre. Durant cette période, on observe parallèlement une reprise des vols sur périmètre maraîcher (Bobo-Dioulasso) à partir de début octobre. Simultanément, une augmentation des captures est observée à Bouaké.

L'important pic de captures observé à Bouaké à partir de début mars s'accompagne d'un pic à Bobo-Dioulasso à partir de la deuxième décade de mars. A Boni et Daboura, quelques captures sont également enregistrées à cette période.

De début juin à mi-juillet, on note un pic de captures sur périmètre maraîcher (Bobo-Dioulasso). A partir de début juin, les vols reprennent de façon régulière en système pluvial soudanien (Boni et Daboura). A Bouaké, les captures cessent à partir de la 3e décade de juillet.

3.DISCUSSION.

Sur les différentes localités, nous avons pu relever les indices d'une influence des déplacements du Front Inter Tropical sur les captures d'adultes de *H.armigera* au piège phéromonal. Lorsque des pics de captures sont observés en février - mars, ils se produisent entre 1 et 4 semaines après les premières incursions du FIT dans sa migration vers le nord. La descente du FIT vers le sud est quant à elle accompagnée de pics de captures ou de reprise des vols dans les 1 à 4 semaines précédentes (à Bouaké, un délai plus long, de 5 à 7 semaines, est observé). BOWDEN (1973) a mis en évidence des relations de type similaire au Ghana, entre les déplacements du FIT et les captures au piège lumineux de *Agrius convolvuli* (Sphingidae), *Dysdercus voelkeri* (Pyrrhocoridae) et *Nezara viridula* (Pentatomidae). Etudiant les décalages entre les pics de captures et les maxima pluviométriques, BOWDEN a pu montrer que les pics de captures précédaient le passage du Front en octobre et le suivaient en février. Les décalages observés étaient de 2 à 3 semaines pour *A.convolvuli* et 4 à 5 semaines pour les deux hétéroptères. Pour BOWDEN, un déplacement des insectes à proximité de la surface du FIT est la seule explication possible à ce schéma de vol.

BOWDEN (1973) signale l'étroite association existant en Ouganda entre les captures de *H.armigera* et l'instauration de vents de sud ou de sud-ouest (dans ce cas sous l'effet de la Zone de Convergence du Rift). Les observations de HAGGIS (1981), mettant en évidence les relations entre les pics d'oviposition de *H.armigera* et les passages du FIT au Soudan, semblent confirmer l'existence de transports du ravageur par le FIT. Pour BOWDEN (1973) il est extrêmement probable que *H.armigera*, au même titre que les autres ravageurs du coton *Earias* spp. et *Dysdercus* spp., présente en Afrique tropicale des migrations saisonnières de grande ampleur associées aux déplacements de la Zone de Convergence Intertropicale.

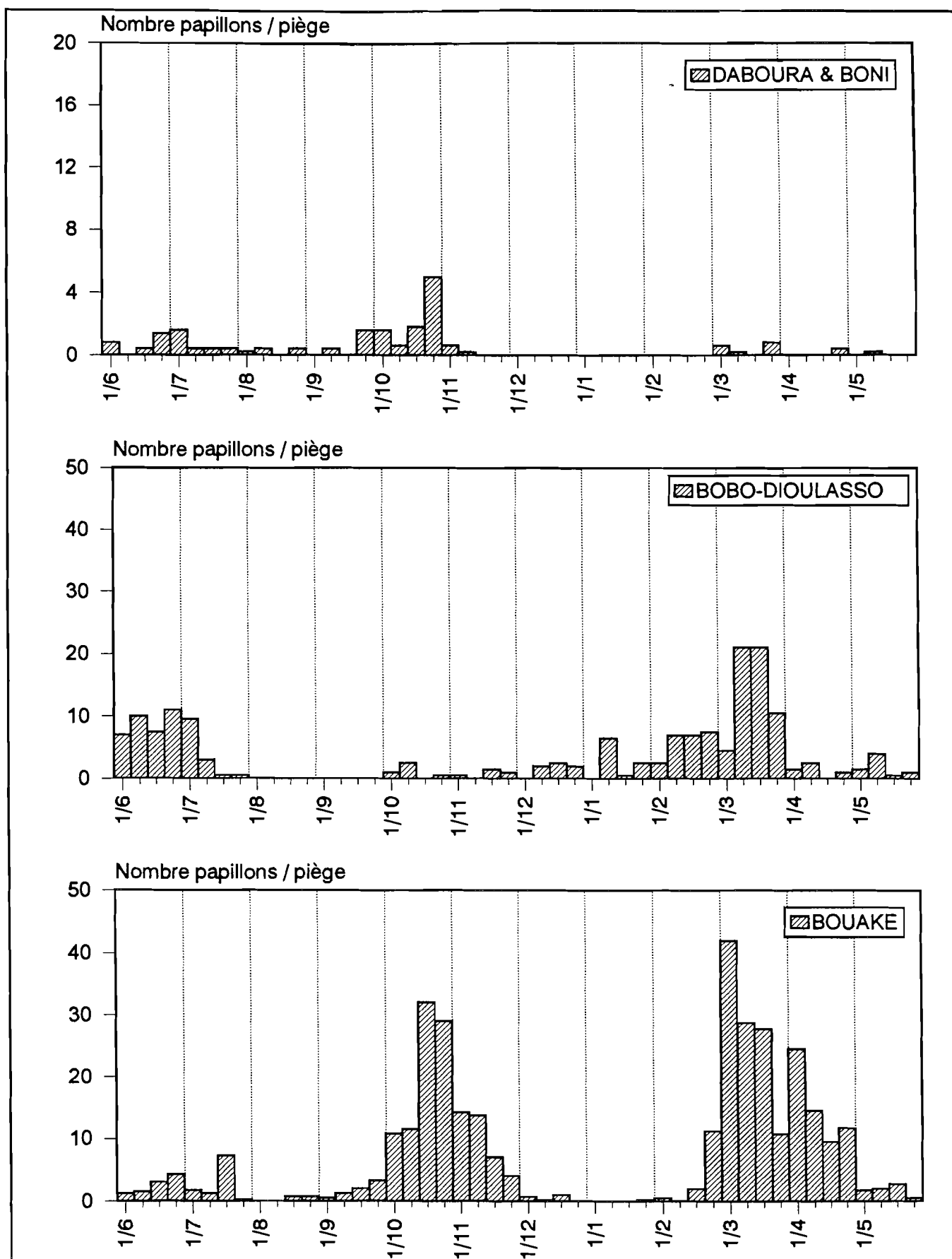


Figure 38 - Captures décadaires (cumul 1992-93 et 1993-94) de papillons par les pièges de Boni et Daboura (cumul des 2 localités), Bobo-Dioulasso et Bouaké.

Les mécanismes météorologiques permettant des déplacements d'insectes associés au FIT ont été décrits de manière complète par DUVIARD (1981) dans le cas des migrations saisonnières des *Dysdercus* spp. en Afrique de l'Ouest. Nous avons vu que le FIT était la zone de contact entre les masses d'air continental sec et l'air océanique humide. Vu en coupe (voir Figure 39), le FIT est incliné, le flux de mousson s'enfonçant à la manière d'un coin sous l'air sec continental (ASECNA, 1966).

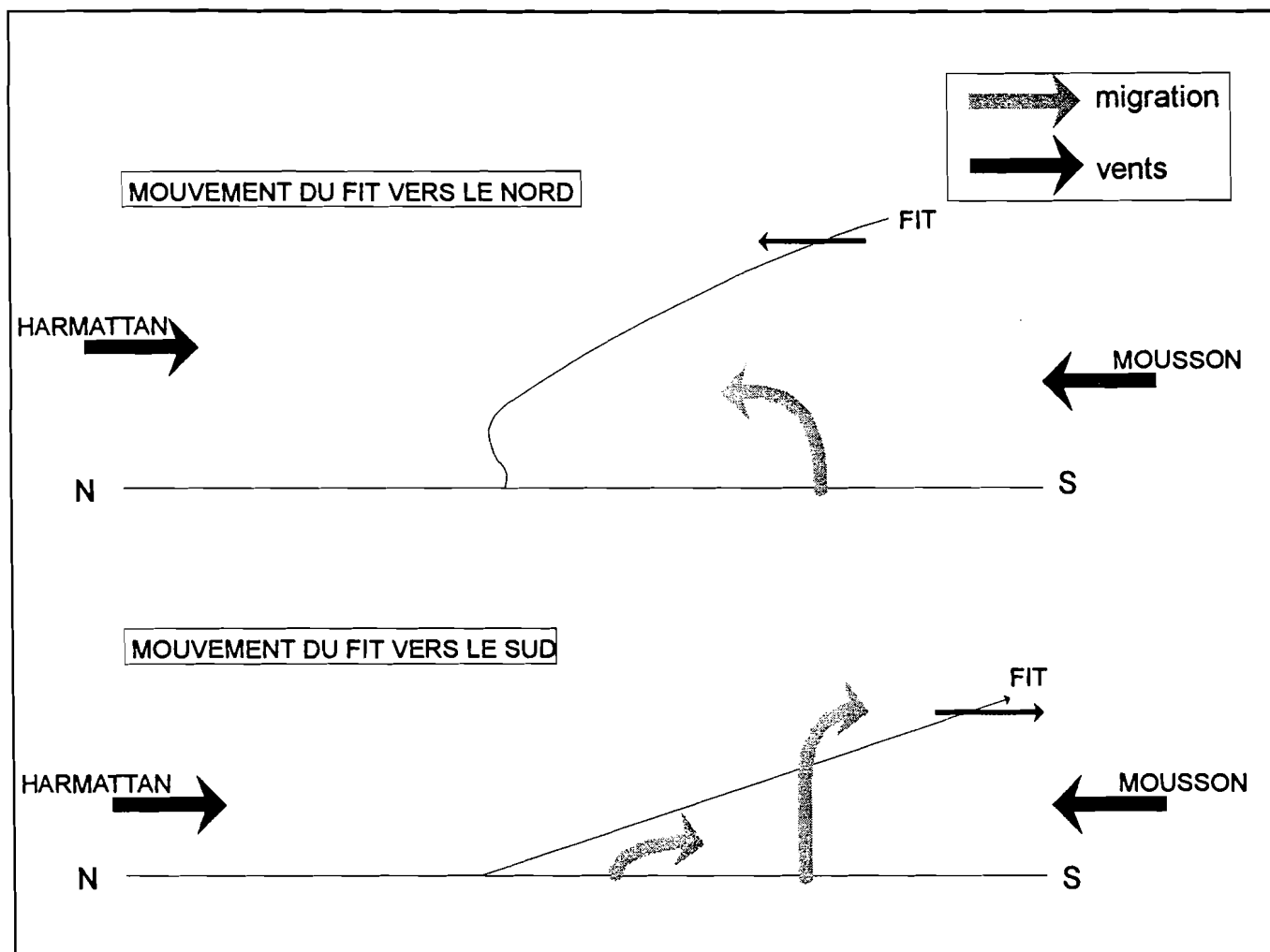


Figure 39 - Voies de migration possibles de *H. armigera* associées au déplacements du FIT (adapté de DUVIARD, 1981).

Lors de la migration du FIT vers le nord, les régions situées au sud de la trace au sol du FIT sont soumises à des vents de sud-ouest et celles situées au nord sont soumises à des vents de nord-est. En conséquence, des migrations de direction générale nord-est vers sud-ouest peuvent intervenir au nord du FIT et dans le sens inverse au sud du FIT.

Lors de la migration du FIT vers le sud, les mouvements migratoires possibles au nord du FIT sont les mêmes que précédemment (nord-est vers sud-ouest). Au sud du FIT, bien que les vents dominants soient de sud-ouest, des mouvements d'insectes sont également possibles dans le sens nord-sud. Deux mécanismes permettent de tels déplacements. D'une part, les oscillations rapides du FIT provoquent le

refoulement vers le sud des masses d'air bloquées dessous, les insectes en vol à proximité du front pouvant ainsi être refoulés vers le sud. D'autre part, la capacité des adultes de *H. armigera* à s'élever à plus de 1000 m d'altitude (DRAKE et FARROW, 1985), peut leur permettre de dépasser l'altitude du flux de Mousson (d'une épaisseur maximale de 1000 à 1200 m à cette époque, selon DUVIARD, 1981) et ainsi d'être emportés vers le sud par les Alizés continentaux qui soufflent au-dessus du Front (DUVIARD, 1981). Ces deux mécanismes permettent de comprendre la raison pour laquelle les captures interviennent avant le passage de la trace au sol du FIT.

Les pics de captures qu'il est possible d'observer dans certains cas sont le fait de la concentration des insectes en vol par le FIT lui-même ou par les "tornades" de convection qui se produisent à quelques centaines de kilomètres au sud de la trace au sol du Front (SCHAEFFER et RAINEY cités par JOYCE, 1981; BOWDEN, 1973).

A partir de ces éléments, il est possible d'envisager deux mouvements migratoires inverses de *H. armigera* en Afrique de l'Ouest.

A la fin de la grande saison sèche de la zone climatique guinéenne (mi-février), les vols reprennent dans le centre de la Côte d'Ivoire. Cette période correspond au début de la migration du FIT, ce qui permet aux papillons de remonter vers le nord. Le Front atteint les latitudes du Burkina Faso à partir de mars-avril. Les adultes ainsi transportés ne peuvent se reproduire dans les zones de cultures pluviales où aucun hôte n'est présent à cette époque. Les papillons aboutissant sur des périmètres maraîchers peuvent se croiser avec les populations locales infestant la tomate jusque fin mars ou fin avril. Notons que l'hypothèse que nous avons émise précédemment au sujet des vols observés en saison sèche en zone de cultures pluviales (émergence d'adultes issus de chrysalides en diapause photopériodique) n'est pas incompatible avec celle que nous émettons ici (transport par le FIT).

Lorsque le FIT passe au nord du Burkina Faso, des transports d'adultes de direction générale sud-nord peuvent se produire grâce aux vents de Mousson. La présence de ces vents réguliers autorise probablement un flux migratoire continu permettant à *H. armigera* de développer des populations larvaires progressivement du sud vers le nord, au fur et à mesure de l'instauration des premières pluies et de l'apparition de ses plantes-hôtes. Une colonisation intervenant à l'intérieur du Burkina Faso, depuis les périmètres maraîchers vers les zones de cultures pluviales, peut également s'opérer. De telles migrations sont les seuls mécanismes qui peuvent permettre d'expliquer la reprise d'activité de *H. armigera* en début de saison des pluies en agroécosystème pluvial, puisque nous avons vu que ni la diapause ni la végétation spontanée ne pouvait lui permettre d'y survivre durant la saison sèche.

A partir d'octobre, l'arrêt des pluies entraîne la disparition progressive des cultures hôtes pluviales dans l'ouest du Burkina Faso. La migration du FIT vers le sud permet aux papillons (issus des infestations de fin septembre à début octobre sur le coton) de se déplacer vers les cultures maraîchères (jardinage ou périmètres) ou vers le Centre de la Côte-d'Ivoire où se déroulent à cette époque les principales infestations du ravageur sur le coton.

L'existence d'une émigration depuis la zone cotonnière en fin de saison des pluies n'est qu'une hypothèse. Il est également possible d'envisager que les populations présentes en agroécosystème pluvial se retrouvent dans une situation "d'impasse" et sont progressivement détruites lorsque leurs habitats disparaissent en début de saison sèche. L'hypothèse de l'émigration fournit cependant une explication satisfaisante à l'arrêt des infestations de *H. armigera* sur le coton en fin octobre alors que la culture est encore apte à héberger des populations larvaires (cf 2e partie). Cette émigration vers le sud rend également compte de la soudaineté avec laquelle débutent les infestations sur le coton en octobre dans le Centre de la Côte d'Ivoire (VASSAL, communication personnelle).

2e chapitre:

STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS.

L'étude de la divergence génétique des populations peut permettre d'estimer l'importance des flux migratoires qui existent entre elles. Dans une population théorique de taille infinie où les accouplements se font au hasard (panmixie), la loi de HARDY-WEINBERG (HARDY, 1908) stipule notamment que les fréquences des allèles d'un gène restent constantes au cours des générations. Par contre, dans une population naturelle, deux principaux types de facteurs peuvent entraîner des modifications des fréquences alléliques (WRIGHT, 1931, 1943):

- la mutation, la sélection et la migration provoquent des modifications directes des fréquences alléliques. Suivant l'équilibre entre ces forces, les fréquences peuvent évoluer vers de nouvelles valeurs d'équilibre ou vers la fixation d'un seul allèle.
- la dérive génétique aléatoire affecte les populations de taille finie. Chaque génération est le résultat de la fusion de gamètes échantillonnés au hasard parmi les gamètes produits par les parents. Cet échantillonnage génétique se traduit par une fluctuation des fréquences alléliques au cours des générations, d'autant plus forte que la taille de la population est faible. L'effet additif de ces fluctuations se traduit par une modification progressive des fréquences alléliques au cours du temps.

Si l'on néglige les effets de la mutation et en l'absence de sélection naturelle, la dérive génétique et les flux migratoires vont être les seules forces susceptibles de modifier la structure génétique d'une population. Lorsqu'une population est subdivisée en sous-populations isolées géographiquement, la dérive génétique va tendre à faire diverger la structure génétique des différentes sous-populations. Le degré de différenciation entre sous-populations (structuration) va être fonction de l'ancienneté de leur séparation ainsi que de l'importance des flux migratoires existant entre elles. Plus ces flux géniques vont être importants et plus la similitude entre sous-populations sera forte.

Certains phénomènes perturbateurs peuvent également faire apparaître des différences entre populations, même en présence d'un fort flux génique. C'est notamment le cas de l'*effet fondateur* (fondation d'une population à partir d'un petit nombre d'individus) ou de l'*effet bottleneck* (forte réduction brutale d'effectif dans une population). Ce type d'événements, qui conduit une population à se (re)constituer à partir d'un faible nombre d'individus, entraîne au niveau de la population concernée une perte d'allèles et la réduction du taux d'hétérozygotes.

L'électrophorèse enzymatique est l'outil le plus couramment utilisé pour caractériser la variabilité génétique des populations. Dans ce type d'études, l'effet de la mutation est considéré comme négligeable (FERGUSSON, 1980; PASHLEY, 1985). Les systèmes enzymatiques étudiés sont également considérés comme neutres, c'est-à-dire non influencés par l'effet de la sélection naturelle (DALY, 1991).

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES.

1.1. Collecte des échantillons.

Le Tableau 15 détaille les localités, hôtes et dates de collecte des échantillons. La Figure 40 précise la position géographique des diverses localités.

Tableau 15 - Echantillons collectés.

POPULATIONS	PAYS	LOCALITE	LONG	LAT	DATE	HOTE
BER	FRANCE	BERRE	5°10' E	43°30' N	10/1987	TOMATE
BO87	FRANCE	BOISVIEL	4°45' E	43°35' N	10/1987	TOMATE
BO88	FRANCE	BOISVIEL	4°45' E	43°35' N	10/1988	TOMATE
BEZ	FRANCE	BEZIERS	3°15' E	43°20' N	10/1988	TOMATE
PYR	FRANCE	Plateau de Lhers	0°30' O	43°10' N	10/1988	PIEGE LUMINEUX
CAM	FRANCE	ARLES	4°40' E	43°40' N	08/1992	SORGHO
AVI	FRANCE	AVIGNON	4°50' E	43°55' N	07/1992	TOMATE
POR	PORTUGAL	EVORA	8° 0' O	38°30' N	08/1992	TOMATE
TUN	TUNISIE	KAIROUAN	10°0' E	35°40' N	11/1992	TOMATE
MAR	MAROC	AFFOURER	6°30' O	31°20' N	10/1992	ADVENTICES
LOU	BURKINA FASO	LOUMBILA	1°25' O	12°25' N	01/1993	TOMATE
TAN	BURKINA FASO	TANGHIN	1°40' O	12°15' N	01/1993	TOMATE
KOM	BURKINA FASO	KOMBISSIRI	1°20' O	12°05' N	01/1993	TOMATE
TOE	BURKINA FASO	TOESSE	1°20' O	11°40' N	01/1993	TOMATE
BAZ	BURKINA FASO	BAZEGA	1°15' O	11°40' N	01/1993	TOMATE
YEG	BURKINA FASO	YEGUERESSO	4°10' O	11°10' N	02/1992	TOMATE
KUN	BURKINA FASO	KUNIMA	4°20' O	11°10' N	02/1992	TOMATE
LEG	BURKINA FASO	LEGEMA	4°10' O	11°15' N	02/1992	TOMATE
FKC	BURKINA FASO	FARAKO-BA	4°20' O	11°05' N	09/1992	COTON
BKE	COTE D'IVOIRE	BOUAKE	5°0' O	7°40' N	09/1992	COTON
DBR	BURKINA FASO	DABOURA	3°55' O	12°15' N	09/1992	COTON
FKS	BURKINA FASO	FARAKO-BA	4°20' O	11°05' N	09/1992	SORGHO

Hormis dans le cas de la population Pyrénées 1988 (collecte des adultes au piège lumineux), les échantillons ont été collectés en plein champ au stade larvaire. Les chenilles ont été élevées au laboratoire sur milieu nutritif artificiel jusqu'au stade adulte. Les adultes obtenus ont été tués et conservés par congélation à -80 °C.

1.2. Electrophorèses.

Les électrophorèses ont été réalisées sur gels d'amidon horizontaux, selon des techniques adaptées de PASTEUR *et al.* (1987).

Les broyats ont été réalisés à partir des thorax des adultes, dans 120 µl de tampon Tris Borate EDTA à pH 7 (pour un volume final de 100 ml: TRIS 0,176g; acide borique 0,054 g; EDTA 0,040 g; saccharose 10 g; Bleu de Bromothymol 0,050 g; ajustement du pH à 7 avec HCl).

Le tampon de cuve et de gel était le TRIS maléate à pH 7,3 (solution A = TRIS 48,4g + anhydride maléique 32,4g + H₂O pour un volume final de 2000ml; solution B = 16g NaOH + H₂O pour un volume final de 2000 ml; tampon obtenu par mélange de 665ml de solution A + ajustement du pH à 7,3 avec 350 ml de solution B + H₂O pour un volume final de 2000ml).

La migration était réalisée au froid durant 6 heures, sous un champ électrique de 150 V et environ 80 mA.

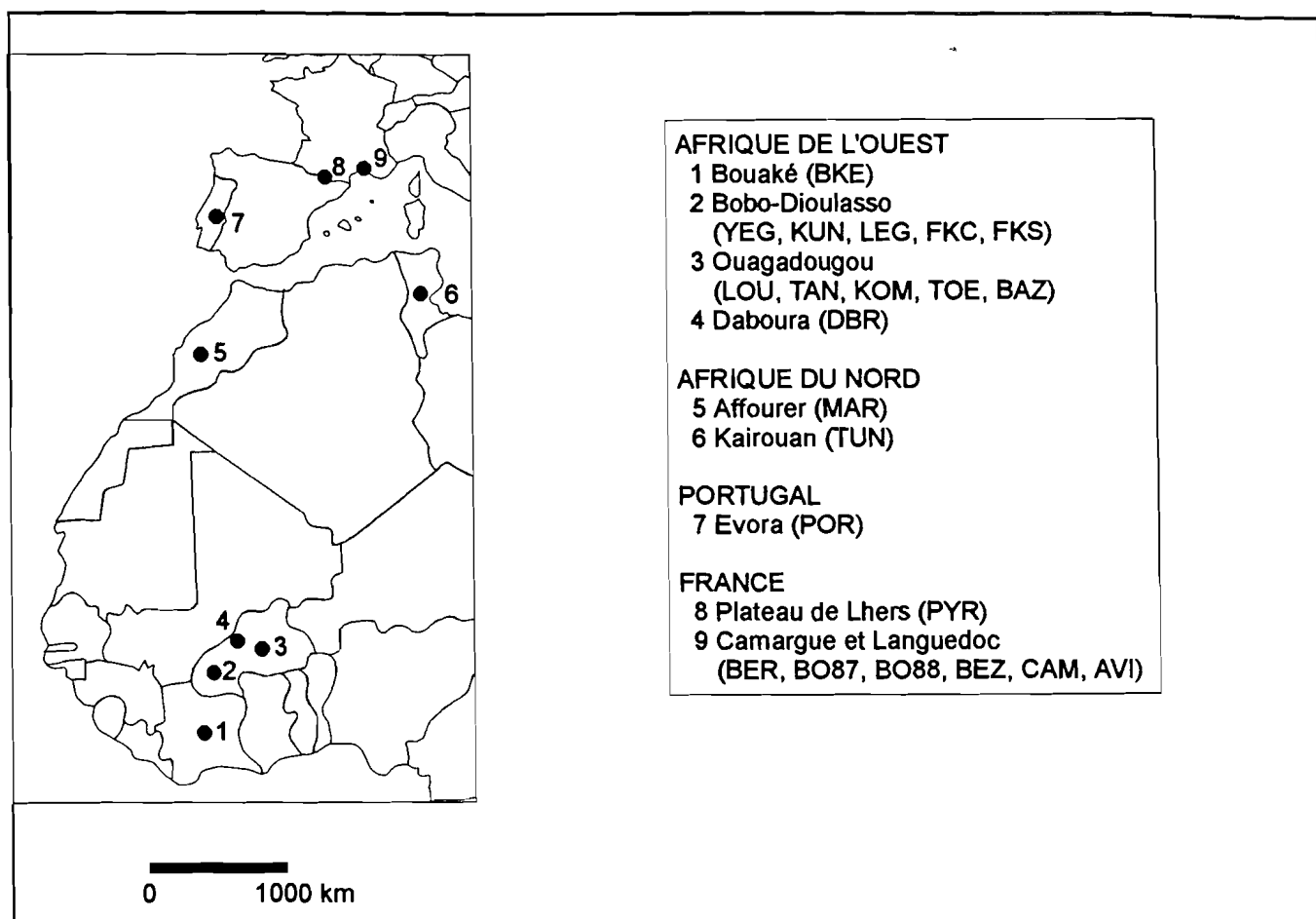


Figure 40 - Origine géographique des échantillons collectés.

Les systèmes enzymatiques étudiés sont détaillés dans le Tableau 16. Les techniques de révélation ont été adaptées de PASTEUR *et al.* (1987) et HILLIS et MORITZ (1990).

Tableau 16 - Liste des systèmes enzymatiques étudiés et abréviations utilisées.

Abréviation	Nom du système enzymatique	Code nomenclature internationale
PGM	Phosphoglucomutase	EC 2 7 5 1
MPI	Mannose-6-phosphate-isomérase	EC 5 3 1 8
HBDH	Hydroxy-butyrate-deshydrogénase	EC 3 1 1 31
IDH	Isocitrate-déshydrogénase	EC 1 1 1 42
GPI	Glucose-phosphate-isomérase	EC 5 3 1 9
AK	Adénylate-kinase	EC 2 7 4 3
ACP	Acide-phosphatase	EC 3 1 3 2
HK	Hexokinase	EC 2 7 1 1
GOT	Glutamate oxaloacetate transaminase	EC 2 6 1 1
GPD	Alpha-glycérophosphate-déshydrogénase	EC 1 1 1 8
ME	Malico-enzyme	EC 1 1 1 40
LAP	Leucine-amino-peptidase	EC 3 4 11 1
SOD	Super-oxyde dismutase	EC 1 15 1 1
PEP	Peptidases	EC 3 4 11 2
MDH	Malate-deshydrogénase	EC 1 1 1 37

1.3. Analyse des données.

1.3.1. Fréquences alléliques, hétérozygotie.

Pour chaque locus, l'allèle le plus mobile ayant une fréquence élevée a été noté *B*, les autres allèles ont été notés dans l'ordre alphabétique par ordre de mobilité décroissante (voir Figure 41). Un allèle plus mobile que l'allèle *A* a été noté *A1*.

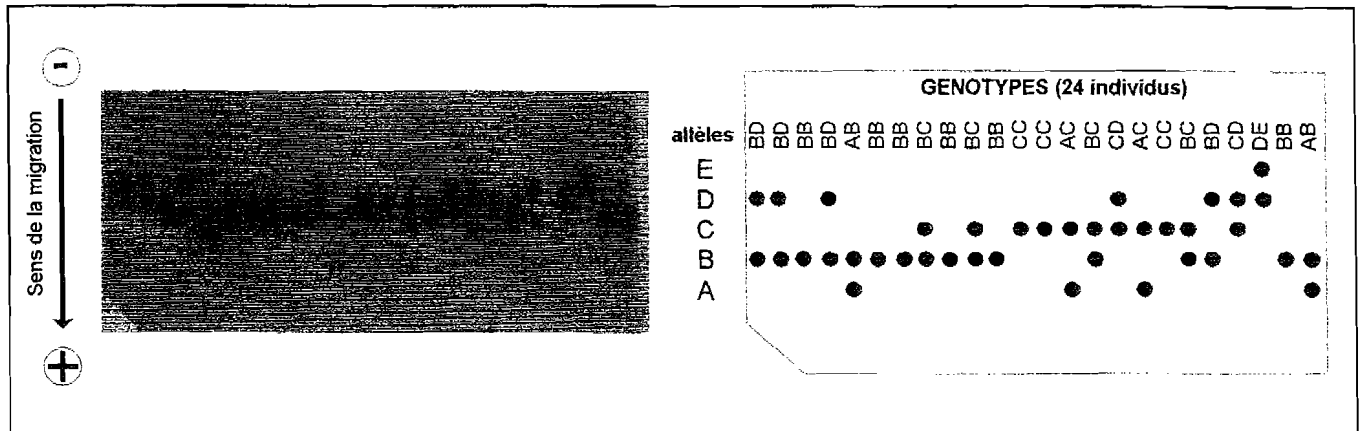


Figure 41 - Exemple de zymogramme (ici MPI) et système de notation des allèles.

Suivant les auteurs, la limite de la polymorphie pour un locus est située pour une fréquence de l'allèle majoritaire de 99 ou 95 pour cent (PASTEUR, 1985). Nous avons choisi d'utiliser la limite de 99 pour cent. Au-delà de cette valeur, le locus a été considéré monomorphe.

L'hétérozygotie théorique moyenne ou hétérozygotie a été calculée par la formule suivante (PASTEUR *et al.*, 1987) :

$$H = \sum_{i=1}^r \frac{h}{r} \quad \text{où } r \text{ est le nombre de loci et } h \text{ l'indice de diversité génique à chaque locus, c'est à dire:}$$

$$h = 1 - \sum q_i^2 \quad , \quad \text{où } q_i \text{ est la fréquence du } i^{\text{ème}} \text{ allèle du gène à ce locus.}$$

1.3.2. Respect de la loi de Hardy-Weinberg.

Dans une population de grande taille où les accouplements se font au hasard, en l'absence de forces perturbatrices (migration, sélection ou mutation), les fréquences des allèles des gènes sont constantes et obéissent à la loi de HARDY-WEINBERG (HARDY, 1908).

Pour un locus à 2 allèles, *A* de fréquence *q* et *a* de fréquence (1-*q*), la loi de HARDY-WEINBERG indique les fréquences des différents génotypes au sein de la population:

$$AA: q^2$$

$$Aa: 2q(1-q)$$

$$aa: (1-q)^2$$

Un écart des fréquences observées par rapport à la loi de HARDY-WEINBERG révèle le non-respect de certaines des hypothèses initiales: existence d'une pression de sélection sur un locus, population non

panmictique (existence de sous-groupes ne se reproduisant pas entre-eux au hasard), gène lié au sexe. Un tel écart peut également révéler l'existence d'erreurs dans la lecture des gels ou la présence d'un "allèle nul" (allèle sans activité enzymatique entraînant des confusions entre homozygotes et hétérozygotes).

L'appréciation des déviations par rapport à la loi de HARDY-WEINBERG est réalisée grâce aux indices de fixation, définis par WRIGHT (1943, 1951). Dans le cas d'une déviation par rapport à la panmixie, les fréquences des génotypes deviennent:

$$AA: q^2 + Fq(1-q)$$

$$Aa: 2q(1-q) - 2Fq(1-q)$$

$$aa: (1-q)^2 + Fq(1-q)$$

F est l'indice de fixation du locus dans la population étudiée. Si $F=0$, on retrouve le cas de la panmixie. Si $F=1$, il y a fixation complète: tous les individus de la population sont homozygotes pour le locus considéré.

Si l'on s'intéresse à une population subdivisée en sous-populations, on distingue deux indices de fixation pour chaque locus:

- F_{IT} mesure les déviations de la population totale.

- F_{IS} mesure les déviations des sous-populations.

Les valeurs des index de fixation varient entre -1 et +1. Une valeur négative traduit un excès d'hétérozygotes, tandis qu'une valeur positive traduit un défaut d'hétérozygotes. De nombreuses formulations des indices de fixation ont été proposées par divers auteurs (voir en particulier NEI, 1977). WEIR et COCKERHAM (1984) ont développé les méthodes de calcul les plus complètes de F_{IS} et F_{IT} (rebaptisés respectivement f et F), qui intègrent les aspects statistiques de l'échantillonnage des populations étudiées (tailles des échantillons et nombre de sous-populations).

Pour l'analyse de nos données, nous avons procédé à la vérification des équilibres de HARDY-WEINBERG selon deux techniques:

1- la première a consisté à calculer les valeurs de F et f pour chacun des loci polymorphes étudiés, suivant les formules de WEIR et COCKERHAM (1984). Ces calculs ont été réalisés sur l'ensemble formé par les 22 populations, à partir d'une version du programme DIPLOID de WEIR (1990). Ce programme utilisant des techniques de rééchantillonnage a également permis d'obtenir pour chacune des valeurs calculées la moyenne et l'écart-type inter-loci (par jackknife) ainsi que l'intervalle de confiance à 95 pour cent (par bootstrapping).

2- l'autre méthode a consisté à comparer les fréquences des génotypes observées et celles attendues sous l'hypothèse du respect de la loi de HARDY-WEINBERG, pour chaque locus dans chacune des sous-populations. La présence de faibles effectifs attendus (inférieurs à 5) interdit quasi-systématiquement l'utilisation d'un test du χ^2 pour tester l'homogénéité des fréquences alléliques attendues et observées. Nous avons par conséquent utilisé le test exact de FISHER, grâce au logiciel GENEPop (RAYMOND et ROUSSET, 1994).

1.3.3. Etude des flux géniques.

Nous avons vu en introduction que l'estimation de l'importance des flux géniques pouvait être abordée par la comparaison des structures génétiques de sous-populations d'origines géographiques diverses. Les techniques les plus couramment utilisées pour étudier la similitude génétique des sous-populations sont le calcul de l'indice F_{ST} , la méthode des allèles privés et la comparaison des fréquences alléliques.

1.3.3.1. Calcul de F_{ST} .

WRIGHT (1951) a défini l'indice F_{ST} mesurant le degré de différenciation génétique entre sous-populations, pour un locus donné. Cet indice est calculé suivant la relation:

$$F_{ST} = \frac{F_{IT} - F_{IS}}{1 - F_{IS}}$$

F_{ST} varie entre 0 et 1. Une valeur proche de 0 traduit l'absence de différences de fréquences entre sous-populations.

Le logiciel DIPLOID (WEIR, 1990) nous a permis d'utiliser la procédure de WEIR et COCKERHAM (1984) pour calculer F_{ST} (rebaptisé θ par ces auteurs), en obtenant également la moyenne et l'écart-type inter-loci par le jackknife et l'intervalle de confiance à 95 pour cent par bootstrapping.

L'utilisation du θ a été jusqu'à maintenant peu fréquente dans la littérature. Afin de pouvoir réaliser des comparaisons avec les résultats d'autres auteurs, nous avons également calculé la valeur de F_{ST} par BIOSYS-1. La formulation utilisée est celle de NEI (1977), où le F_{ST} d'un locus est la moyenne interallélique de la valeur: $F_{STj} = \sigma_{pj}^2 / \bar{p}_j(1 - \bar{p}_j)$ (avec σ_{pj}^2 = variance interpopulation des fréquences de l'allèle j et \bar{p}_j = fréquence moyenne interpopulation de l'allèle j). A l'image de KORMAN *et al.* (1993), nous avons utilisé la correction de WRIGHT destinée à corriger l'erreur due au faible effectif des populations analysées (WRIGHT cité par SWOFFORD et SELANDER, 1989). Ce calcul a également été réalisé sur les données de DALY et GREGG (1985), obtenues sur *H.armigera* en Australie.

L'importance des flux géniques peut être appréhendée à partir de F_{ST} , dans le cadre du modèle insulaire utilisé par WRIGHT (1931). Dans ce modèle, la population totale est divisée en sous-groupes partiellement isolés (apparentés à des îles). Sous l'effet de migrations, un sous-groupe de taille N , voit à chaque génération une proportion m de sa population remplacée par des migrants originaires de la population totale. On considère que si le produit $N.m$ (nombre d'individus immigrants par génération) est supérieur à 1, le flux génique est suffisamment important pour que les fréquences alléliques du sous-groupe ne puissent pas s'éloigner par dérive génétique de celles de la population totale (WRIGHT, 1931; SPIETH, 1974; SLATKIN, 1985). Deux points sont particulièrement remarquables: l'extrême faiblesse du

flux génique permettant de contrebalancer les effets de la dérive génétique (1 individu immigrant par génération est suffisant) et l'indépendance de cette valeur limite avec la taille N de la population.

La valeur de Nm est approximée à partir de F_{ST} grâce à la formule de WRIGHT(1951):

$$Nm \approx \frac{(\frac{1}{F_{ST}} - 1)}{4}$$

1.3.3.2. Allèles privés.

Les allèles privés sont des allèles qui ne sont observés que dans une seule sous-population. SLATKIN (1985) a mis en évidence une relation liant la fréquence moyenne des allèles privés $\bar{p}(1)$ et le flux génique mesuré par Nm: $\ln(\bar{p}(1)) = 0,505 \cdot \ln(Nm) - 2,44$.

Il est nécessaire d'appliquer une correction en fonction de la taille moyenne des échantillons (N_{ech}), en multipliant par $25/N_{ech}$ la valeur de Nm ainsi calculée (SLATKIN, 1985; BARTON et SLATKIN, 1986).

Les calculs ont été réalisés par le logiciel GENEPOP (RAYMOND et ROUSSET, 1994).

1.3.3.3. Comparaison des fréquences alléliques.

La troisième technique que nous avons employée a consisté à utiliser des tests d'homogénéité sur tableau de contingence pour comparer entre elles les fréquences alléliques des différentes sous-populations étudiées, en testant l'indépendance du lieu et des fréquences alléliques. Ces tests ont été réalisés pour chacun des loci polymorphes mis en évidence, pour différents niveaux de regroupement géographique des populations. Comme pour tester le respect de la loi de HARDY-WEINBERG, nous avons utilisé GENEPOP pour réaliser des tests exacts de FISHER.

Les génotypes correspondant aux neuf loci n'ayant pas été relevés individu par individu, il n'a pas été possible de tester l'indépendance des loci entre-eux par un test de linkage (RAYMOND et ROUSSET, 1994). Nous avons donc considéré *a priori* que les loci étaient indépendants, afin de pouvoir réaliser un test global combinant les résultats obtenus pour les neuf loci, selon la technique de FISHER (RAYMOND et ROUSSET, 1994).

2. RÉSULTATS:

2.1. Fréquences alléliques observées.

Les fréquences alléliques obtenues pour les différents loci sur les 22 populations, obtenues en collaboration avec BUES et TOUBON, sont présentées en annexe.

Sur les 15 loci étudiés, 6 se sont révélés strictement monomorphes (un seul allèle). Suivant le critère choisi, les loci Got et Hk sont monomorphes, avec des fréquences de l'allèle majoritaire respectivement de 99,2 et 99,8 pour cent. Les loci Ak et Acp sont à la limite de la monomorphie, avec des fréquences de l'allèle majoritaire respectivement de 98,6 et 98,9 pour cent.

L'hétérozygotie de nos 22 populations pour les 15 loci étudiés est de $H = 0,104$ (écart-type 0,052). Sur les 26 loci d'une de leurs populations australiennes, DALY et GREGG (1985) indiquent une valeur de 0,113. Si l'on effectue les calculs sur les 6 loci polymorphes (y compris Got) communs à notre étude et à la leur, les valeurs moyennes sont de 0,250 pour nos populations et 0,278 pour les populations australiennes.

La distance génétique moyenne (NEI, 1978) entre toutes les populations est de 0,002 (écart-type 0,004). DALY et GREGG (1985) obtiennent une valeur moyenne de 0,004 sur 12 populations.

2.2. Respect de la loi de Hardy-Weinberg

Sur 134 tests de Fisher réalisés, seuls 5 (3,7 pour cent) indiquent une déviation significative des fréquences génotypiques par rapport à la loi de HARDY-WEINBERG. Sur ces cinq écarts significatifs, trois concernent le locus Acp (sur 5 populations où Acp est polymorphe) et les deux autres concernent Mpi de Boisviél 87 et Ak de Pyrénées.

Tableau 17 - Valeurs des indices de fixation f (F_{IS}) et F (F_{IT}) de WEIR et COCKERHAM (1984) pour les 7 loci polymorphes sur les 22 populations étudiées.

LOCI	f		F	
	valeur calculée (WEIR et COCKERHAM, 1984)	écart-type par jackknife (WEIR, 1990)	valeur calculée (WEIR et COCKERHAM, 1984)	écart-type par jackknife (WEIR, 1990)
Pgm	0,0160	0,0250	0,0271	0,0269
Mpi	0,0765	0,0234	0,0802	0,0213
Hbdh	0,0180	0,0405	0,0223	0,0394
Idh	- 0,0130	0,0367	- 0,0089	0,0362
Gpi	- 0,0388	0,0120	- 0,0325	0,0117
Ak	0,0647	0,0778	0,0656	0,0759
Acp	0,8013	0,0288	0,7980	0,1925
Tous loci	0,0463	0,0288	0,0527	0,0260
Intervalle de confiance à 95 pour cent par bootstrapping (WEIR, 1990)	-0,0130 // 0,1997		0,0198 // 10,7694	

Les valeurs de F et f (voir Tableau 17) pour le locus Acp sont élevées et indiquent un déficit d'hétérozygotes (valeurs positives). L'examen des données génotypiques montre effectivement l'absence d'hétérozygotes BC dans 3 populations, constituées uniquement d'homozygotes BB et CC.

Chez *H. virescens*, HECKEL (cité par MALLET *et al.*, 1993) indique qu'il existe un sex-linkage sur le locus Acp. L'existence d'une hérédité liée au sexe pour ce locus chez *H. armigera* pourrait être à l'origine des déviations par rapport à la loi de HARDY-WEINBERG. Les individus utilisés n'ayant pas été sexés, il n'a pas été possible de vérifier ce point. Pour cette raison, le locus Acp a été éliminé de tous

les calculs ultérieurs. La perte d'information résultant de cette suppression est faible, compte-tenu du faible polymorphisme de ce locus (98,9 pour cent).

2.3. Flux géniques

2.3.1. Allèles rares.

Le Tableau 18 présente les résultats des calculs de N_m pour différents niveaux de regroupement géographique des populations.

Tableau 18 - Valeurs de N_m calculées d'après la technique des allèles rares (BARTON et SLATKIN, 1986) pour différents niveaux de regroupement géographique des populations.

regroupement de populations (nombre)	N_m (BARTON et SLATKIN, 1986)
Europe et Afrique (22)	18,6
Europe et Afrique du nord (10)	26,5
France (7)	56,8
Afrique du Nord et de l'Ouest (14)	5,4
Afrique de l'Ouest (12)	3,9

Les valeurs de N_m calculées apparaissent toutes très supérieures à 1, indiquant par là l'existence de flux géniques importants au sein des différentes zones géographiques. Les valeurs les plus élevées s'observent dans la zone Europe et Afrique du Nord.

2.3.2. Calcul de θ et comparaison des fréquences alléliques.

Les résultats des calculs de F_{ST} , θ et N_m sont présentés dans le Tableau 19.

Tableau 19 - Valeurs de F_{ST} avec correction de WRIGHT (SWOFFORD et SELANDER, 1989), de θ d'après WEIR et COCKERHAM (1984) et de N_m à partir de θ (WRIGHT, 1951), par zones géographiques.

Zones géographiques (nombre de populations)	F_{ST} avec correction de WRIGHT (1978)	θ			N_m
		calcul par WEIR et COCKERHAM (1984)	écart- type par jackknife	intervalle de confiance à 95% par bootstrapping	
Europe et Afrique (22)	0,008	0,0070	0,0031	0,0036 // 0,0111	35,5
Europe et Afrique du Nord (10)	0,011	0,0092	0,0024	0,0027 // 0,0123	26,9
France (7)	0,002	0,0014	0,0011	0,0001 // 0,0049	178,3
Afrique Nord et de l'Ouest (14)	0,004	0,0011	0,0028	-0,0015 // 0,0044	227,0
Afrique de l'Ouest (12)	0,004	0,0027	0,0028	-0,0005 // 0,0065	62,3
Bobo-Dioulasso (5)	0,001	-0,0029	0,0028	-0,0058 // 0,0014	-
Ouagadougou (5)	0,010	0,0098	0,0159	-0,0062 // 0,0271	50,5

Les valeurs de N_m obtenues par cette deuxième méthode sont également élevées.

De manière générale, les flux géniques apparaissent donc importants. Les flux les plus forts sont observés au sein des populations africaines. Le flux génique au sein des 7 populations françaises apparaît également fort. Par contre, à l'échelle Europe/Afrique du Nord le flux apparaît nettement plus faible.

Les valeurs de F_{ST} obtenues avec BIOSYS-1 en utilisant la correction de WRIGHT apparaissent très proches des valeurs de θ calculées par DIPLOID et sont toujours incluses dans l'intervalle de confiance à 95 pour cent calculé par bootstrapping.

Le Tableau 20 présente les résultats obtenus en combinant pour chaque zone géographique les 6 tests exacts de FISHER réalisés pour chacun des loci. Nous avons également indiqué les loci pour lesquels on observe une différence significative entre populations.

Tableau 20 - Différenciation des fréquences alléliques entre populations: combinaison des 6 tests de FISHER indépendants pratiqués à chacun des 6 loci.

Zones géographiques (nombre de populations)	χ^2	ddl	p	Loci avec hétérogénéité significative entre sous-populations
Europe et Afrique (22)	31,6	10	0,0005	Pgm, Mpi, Hbdh, Idh, Gpi
Europe et Afrique du Nord (10)	40,6	10	0,00001	Pgm, Mpi, Hbdh, Gpi
France (7)	20,7	12	0,0547	Hbdh
Afrique du Nord et de l'Ouest (14)	14,8	12	0,2534	—
Afrique de l'Ouest (12)	15,7	12	0,2056	—
Bobo-Dioulasso (5)	13,3	12	0,3504	—
Ouagadougou (5)	16,9	12	0,1515	Pgm

Le degré de structuration maximal s'observe lorsque l'on considère les 22 populations dans leur ensemble, 5 loci sur 6 présentant une différence significative entre populations. A l'échelle Europe/Afrique du Nord, 4 loci présentent des différences significatives, le test global est également significatif. Pour les 7 populations françaises, seul le locus Hbdh présente une différenciation significative, le test global n'indique pas de différenciation entre populations (bien que la probabilité soit à la limite du seuil de signification).

La valeur de F_{ST} observée entre les populations de la région de Bobo-Dioulasso est très faible, aucune structuration significative n'apparaît entre les 5 populations. Dans la région de Ouagadougou, la valeur de F_{ST} est plus forte, mais la différenciation entre populations n'est pas significative (bien que le locus Pgm présente des différences significatives). La prise en compte des populations plus éloignées de Daboura et Bouaké, ne permet pas non plus de faire apparaître une structuration significative ou un F_{ST} élevé à l'échelle de l'ensemble des 12 populations. De même, aucune structuration n'apparaît lorsque l'on considère l'ensemble Afrique de l'Ouest et du Nord. Les résultats obtenus sont cohérents avec ceux obtenus par le calcul de N_m à partir de θ .

Nous avons également effectué des calculs de F_{ST} à partir des données de DALY et GREGG (1985) portant sur 12 populations australiennes de *H. armigera*. Dans un premier temps, nous avons calculé le F_{ST} des 12 populations australiennes. Nous avons ensuite calculé le F_{ST} correspondant au regroupement de nos 22 populations et des 12 populations australiennes (ce calcul est critiquable, dans la mesure où l'identité des allèles identifiés dans les deux études ne peut être vérifiée). DALY et GREGG n'indiquant dans leurs travaux que les fréquences alléliques de leurs populations, nous n'avons pas pu utiliser le programme GENEPOP pour nos calculs. Les calculs de F_{ST} ont été réalisés avec BIOSYS-1, en utilisant la correction de WRIGHT.

Ces calculs n'ont été réalisés que sur les 5 loci communs à l'étude de DALY et GREGG et à la notre: Pgm, Mpi, Gpi, Hbdh, Idh. Au cours de leurs travaux, DALY et GREGG ont mis en évidence 2 loci Idh (Icd-1 et Icd-2 dans leur terminologie), alors que nous n'en avons observé qu'un seul (cette différence est probablement due à l'utilisation de tampons différents dans les deux études). Nous n'avons conservé dans nos calculs que leur locus Icd-1 dont les fréquences alléliques moyennes sont quasi identiques à celle de notre locus Idh.

Les résultats obtenus sont les suivants:

-12 populations australiennes:	$F_{ST} = 0,011$
-12 populations australiennes + 22 populations Europe et Afrique:	$F_{ST} = 0,009$

3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Nous avons étudié la différenciation génétique entre populations d'Afrique de l'Ouest en effectuant différents regroupements par zones géographiques (Bobo-Dioulasso, Ouagadougou, Afrique de l'Ouest). Quel que soit le niveau de regroupement considéré, il n'apparaît pas de différences significatives entre les fréquences alléliques observées. Toutes les valeurs de F_{ST} et de θ sont faibles. Cette homogénéité génétique des populations tend à mettre en évidence l'existence de flux migratoires de forte intensité au sein de l'Afrique de l'Ouest, les populations de *H. armigera* constituant à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest un vaste pool génique où l'homogénéité génétique est maintenue par de vastes migrations. Ces conclusions vont dans le même sens que celles que nous avons obtenues précédemment grâce au piégeage multilocal.

Nous avons également observé une faible différenciation génétique entre les populations d'Afrique de l'Ouest et celles d'Afrique du Nord. L'existence d'un flux migratoire entre ces populations peut paraître difficile compte tenu des distances mises en jeu et de la présence de l'important obstacle que constitue le désert du Sahara. Comme HMIMINA (1986), il est cependant possible d'envisager que des migrations se produisent le long du littoral Atlantique, le ravageur étant présent dans tous les pays côtiers, Maroc, Mauritanie et Sénégal (CAB, 1993).

De même, pour les populations françaises, peu de différences significatives de fréquences alléliques apparaissent entre populations et la valeur de θ est très faible (0,001). Par contre, pour les populations situées autour du Bassin Méditerranéen et au Portugal, 4 loci sur 5 présentent des différences significatives de fréquences alléliques. Cependant, même si la valeur de θ est plus élevée que précédemment (0,011), elle reste très faible et semble également indiquer la présence d'importants flux géniques. En détectant par piégeage lumineux des vols d'adultes traversant les cols pyrénéens, POITOUT et BUES (1979) ont pu mettre en évidence l'existence de migrations de *H. armigera* du sud de la France vers les régions situées au sud des Pyrénées.

Les valeurs obtenues dans notre étude apparaissent cohérentes avec les résultats d'autres auteurs.

DALY et GREGG (1985) ont étudié la structuration génétique de populations australiennes de *H. armigera*, avec un éloignement maximal entre populations inférieur à 3000 km. La valeur de F_{ST} que nous avons pu calculer à partir des données de ces auteurs (0,011) s'avère du même ordre de grandeur que celle calculée pour l'ensemble de nos 22 populations (0,008).

KORMAN *et al.* (1993), étudiant la structuration de populations de *H. virescens* situées dans une zone d'environ 900 km de diamètre, obtiennent une valeur de F_{ST} de 0,002. Cette faible valeur de F_{ST} est la même que celle que nous avons obtenue pour les populations françaises et du même ordre de grandeur que celle des populations africaines (0,004).

Les faibles valeurs F_{ST} et de θ obtenues en regroupant nos 22 populations semblent indiquer qu'il existe de forts flux migratoires permettant des échanges d'individus entre les populations du sud de l'Europe, du Maghreb et de l'Afrique de l'Ouest. Nous avons vu qu'il était possible d'envisager l'existence de migrations à cette échelle.

Par contre, lorsque l'on considère l'ensemble des populations d'Europe, d'Afrique et d'Australie, il est surprenant que la valeur de F_{ST} ne soit que de 0,009 alors qu'elle était déjà de 0,008 pour l'ensemble des 22 populations d'Europe et d'Afrique. L'impossibilité de migrations entre l'Australie et l'Europe ou l'Afrique (sur 15000 à 18000 km de distance) met en évidence les limites de la démarche que nous avons employée.

En premier lieu, la technique électrophorétique souffre de certaines lacunes, que rappellent FERGUSON (1980) et PASTEUR *et al.* (1987). La différenciation entre allozymes est en effet basée sur la vitesse de migration, qui dépend de la charge de la protéine, de son point isoélectrique, de sa taille et de sa conformation. La première limite de la méthode est que toutes les mutations intervenant sur la protéine ne sont pas détectables par électrophorèse. Parmi les mutations non détectées sont celles portant sur des acides aminés non ionisables (il en existe 16), les mutations provoquant le remplacement d'un acide aminé par un autre de même charge (deux tiers des cas de substitution), celles ne provoquant aucun remplacement (en raison de la redondance du code génétique) ou celles provoquant 2 remplacements d'acides aminés de charge opposée ... FERGUSON résume ces lacunes en concluant que l'électrophorèse

enzymatique est capable de détecter les différences mais pas les similitudes. Cette insuffisance du pouvoir séparateur de l'électrophorèse conduit à une sous-estimation du polymorphisme des gènes considérés. Inversement, lorsque des gènes modifieurs contrôlent certaines modifications post-traductionnelles affectant la conformation des protéines (associations de sous-unités, association avec des molécules diverses, agrégations de molécules...), le polymorphisme de ces gènes peut entraîner une surestimation du polymorphisme des gènes enzymatiques. Afin de compléter les résultats que nous avons obtenus, il serait possible d'utiliser d'autres techniques plus fines permettant de détecter le polymorphisme directement au niveau de l'ADN, telles que l'étude du polymorphisme de la longueur des fragments de restriction de l'ADN ou RLFP (QUINN et WHITE, 1987; LANSMAN *et al.*, 1981).

La théorie sur laquelle repose l'étude de la structuration génétique des populations suppose que des populations reliées entre elles par un faible flux génique vont voir leurs fréquences alléliques se différencier sous l'effet de la dérive génétique. La dérive génétique est la fluctuation de la fréquence q d'un allèle d'une génération sur l'autre du fait de l'échantillonnage génétique. Chaque génération (de N individus) est en effet le résultat de l'échantillonnage de $2N$ gamètes parmi la totalité des gamètes produits par les parents. La fréquence q fluctue en suivant une loi binomiale, de variance $\frac{q(1-q)}{2N}$ (WRIGHT, 1943). L'effet de la dérive génétique est donc fortement dépendant de la taille N de la population. Si les tailles des populations comparées sont importantes, l'effet de la dérive génétique va être faible et la différenciation entre populations peu marquée. Ainsi, pour DALY (1991), la faible variabilité inter-populations des fréquences alléliques observée en Australie par DALY et GREGG (1985) est insuffisante à elle-seule pour conclure à l'importance des flux migratoires.

CONCLUSIONS DE LA QUATRIÈME PARTIE:

Bien que quelques interrogations subsistent, les résultats que nous avons obtenus permettent de mieux cerner le cycle évolutif de *H.armigera* dans la zone cotonnière de l'ouest du Burkina Faso (voir Figure 42).

En agroécosystème pluvial, les premières populations larvaires sont observées à partir des mois de juin ou début juillet, en fonction de la précocité des pluies. Les origines des papillons colonisant les zones de cultures pluviales sont probablement multiples. On peut ainsi envisager à cette période l'immigration d'adultes provenant des périmètres maraîchers de la zone Nord Soudanienne (où ils émergent de chrysalides en diapause thermique) ou de régions plus méridionales telles que le Centre de la Côte d'Ivoire, où la reprise des vols se produit précocement (février mars). La première plante-hôte hébergeant le ravageur est l'adventice *Cleome viscosa*. *H.armigera* colonise ensuite les cultures, principalement le maïs et le coton, où des attaques peuvent être observées jusque fin octobre à mi novembre.

Au début du mois de novembre, certaines des chrysalides formées par les faibles populations persistant sur le coton entrent en diapause photopériodique. Le faible taux d'entrée en diapause et la mortalité quasi totale enregistrée au-delà de quatre mois de stockage à haute température, limitent l'intérêt de cette diapause comme mécanisme de survie du ravageur en agroécosystème pluvial soudanien.

Le mouvement vers le sud du Front Inter Tropical s'accompagne probablement d'un vaste mouvement migratoire du ravageur dans le courant du mois d'octobre. Ces déplacements permettraient à l'insecte d'émigrer des agroécosystèmes pluviaux soudaniens devenus impropres à sa survie du fait de l'arrivée à maturité des plantes hôtes. Ces déplacements, de direction générale nord-sud, autoriseraient la colonisation des cultures maraîchères au Burkina Faso et provoqueraient une immigration en Centre Côte d'Ivoire sur la culture cotonnière.

Sur les cultures maraîchères, les attaques de *H.armigera* se déroulent principalement durant la saison sèche, la tomate étant l'hôte principal du ravageur. La colonisation des cultures maraîchère intervient à partir du mois d'octobre très probablement par immigration d'individus issus des cultures pluviales. Les infestations se maintiennent tant que la présence d'eau d'irrigation permet la poursuite de la culture de la tomate.

Sur certains périmètres maraîchers et sur le maraîchage de bas-fond, l'épuisement des ressources d'irrigation intervient avant la fin du mois de février. A cette époque, les conditions de température et de photopériode sont optimales pour l'induction de la diapause photopériodique. Grâce à l'effet combiné des hautes températures, cette diapause permet au ravageur de survivre aux 3 à 4 mois de saison sèche qui le séparent de la reprise des pluies en mai-juin. Sur les périmètres maraîchers disposant d'une alimentation en eau plus importante, les infestations du ravageur peuvent se poursuivre jusqu'en mars-avril. Durant les mois d'avril-mai, la diapause thermique chaude, induite par les fortes températures de l'air et du sol, pourrait permettre à *H.armigera* de survivre à la disparition de ses cultures-hôtes (ce rôle reste à confirmer).

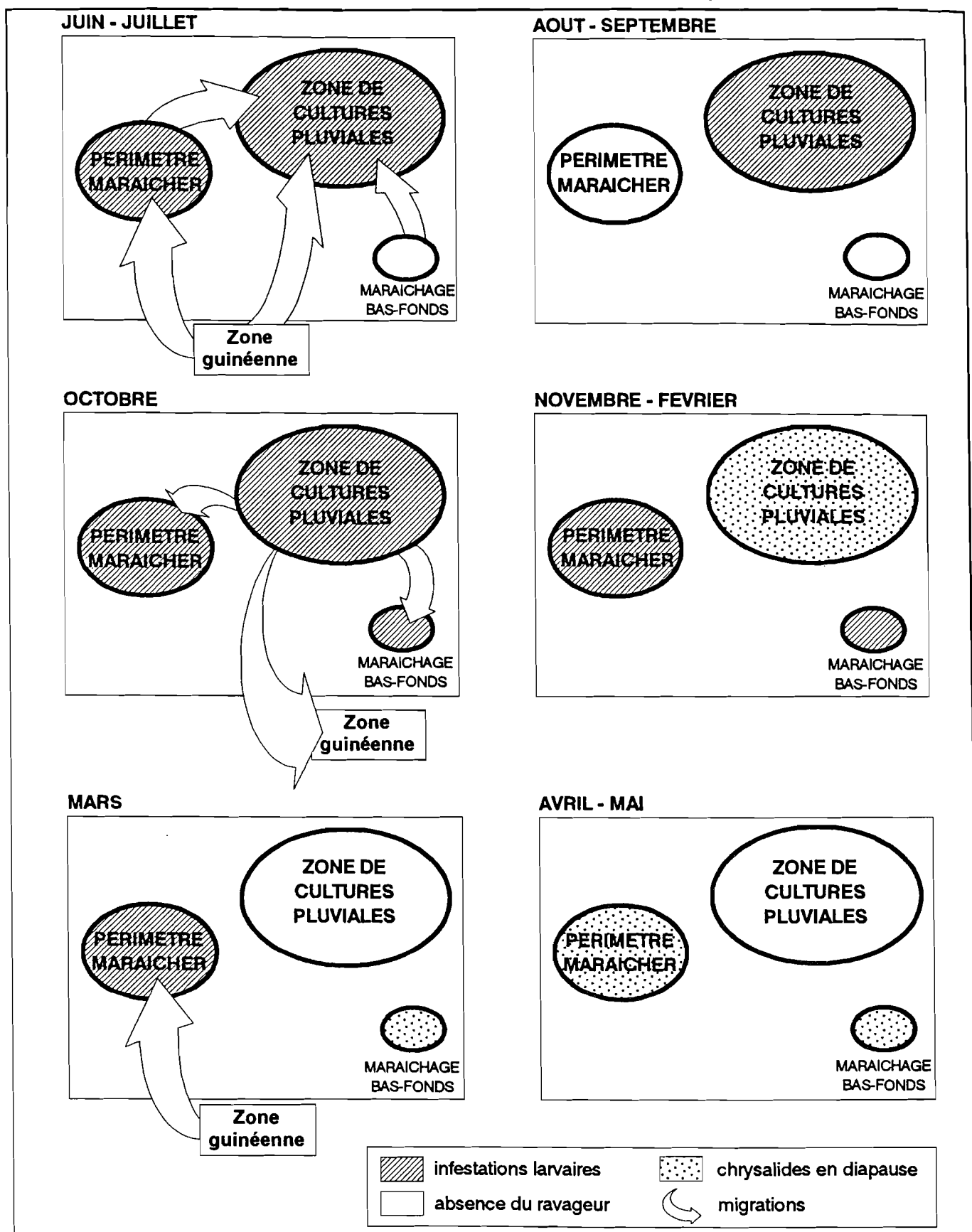


Figure 42 - Cycle évolutif de *H. armigera* dans l'ouest du Burkina Faso.

La reprise d'activité de l'insecte interviendrait lorsque les températures du sol, sous l'action des premières pluies, s'abaissent à un niveau permettant la reprise de développement des chrysalides en diapause. Comme dans le cas des cultures pluviales, il est probable qu'intervient également à cette époque une immigration de papillons originaires de régions plus méridionales.

La reprise des infestations en juin ne donne lieu qu'à des attaques de faible intensité, cessant en général durant les mois d'août et septembre. Le développement de ces populations ne concerne en fait que la minorité de périmètres maraîchers périurbains où la culture de la tomate se pratique en saison des pluies sur de faibles superficies.

Notre étude du cycle évolutif de l'insecte dans l'ouest du Burkina Faso nous permet d'émettre également des hypothèses sur son cycle dans le centre de la Côte d'Ivoire. Sur la base des données de piégeage phéromonal obtenues à Bouaké, il apparaît que *H.armigera* est actif de fin février - début mars jusqu'à début décembre, période qui correspond aux deux saisons pluvieuses et à la petite saison sèche. Les informations dont nous disposons sur les populations larvaires nous ont été communiquées par M. ATTA (communication personnelle). En mai et juin, le ravageur s'attaque au premier cycle de maïs, puis, durant les mois de juillet et août, une forte réduction des populations larvaires est observée. De septembre à novembre, les infestations se produisent sur le coton. En décembre et janvier, le gombo et la tomate hébergent de faibles populations (ces cultures sont dans cette région très clairsemées, aucun périmètre maraîcher n'existe). De février à avril, aucune population larvaire n'est décelée.

Nous avons formulé l'hypothèse que des chrysalides en diapause photopériodique se formeraient en culture cotonnière en novembre. L'émergence des adultes se produirait à partir du mois de mars, sous l'effet des premières pluies. De mars à avril, les premières populations larvaires se développeraient alors des plantes hôtes spontanées, avant de coloniser les premières cultures de maïs en mai. L'absence de captures d'adultes dans la région d'Agboville, à l'extrême sud de la Côte d'Ivoire, semble montrer que l'insecte n'est pas actif dans cette zone. Ce point serait toutefois à confirmer par des études plus poussées. Comme dans le cas d'une autre noctuelle du cotonnier, *Earias biplaga* (COUILLOUD, 1978), la présence d'un foyer d'infestation permanent en zone forestière pourrait également permettre une reinfestation progressive vers le nord lors de la migration du FIT.

Les résultats obtenus dans la zone ouest Burkina Faso peuvent être extrapolés aux régions Centre et Est du pays, également soumises à un climat de type Soudanien, ainsi que dans le Nord, soumis au climat Sahélien. Cependant, la faible importance ou l'absence du maïs et du coton dans ces zones font du petit mil et du niébé les seules cultures-hôtes pluviales susceptibles d'héberger le ravageur.

L'examen du cycle évolutif d'autres ravageurs du cotonnier en Afrique de l'Ouest fournit d'intéressantes comparaisons avec celui de *H.armigera*. *Earias biplaga* (COUILLOUD, 1978) et *Dysdercus voelkeri* (DUVIARD, 1981) sont des polyphages dont les migrations saisonnières, associées aux déplacements du FIT, permettent durant la saison des pluies l'extension vers le nord de leur aire

d'infestation. Cependant, les exigences climatiques de *E.biplaga* et la disparition des stades phénologiques attractifs des plantes-hôtes de *D.voelkeri* rendent impossible la survie de ces deux insectes durant la saison sèche en zone soudanienne. A l'inverse, la forte polyphagie de *H.armigera* et sa plus forte tolérance climatique lui permettent de se maintenir durant la saison sèche soudanienne en colonisant les cultures maraîchères. *Diparopsis watersi*, ravageur monophage du cotonnier, limite son activité à la saison des pluies. Sa survie durant la saison sèche est assurée exclusivement sous forme de chrysalides diapausantes qui peuvent résister aux hautes températures du sol pendant plus de 7 mois (GALICHET, 1964). La diapause photopériodique de *H.armigera* ne permet la survie des chrysalides que durant un maximum de 4 mois. Cette diapause peut permettre la survie de la noctuelle durant la saison sèche guinéenne, elle en est par contre incapable dans un agroécosystème strictement pluvial de zone soudanienne.

CONCLUSION GÉNÉRALE.

La polyphagie de *H.armigera* lui permet de s'attaquer à une grande variété d'hôtes dans l'ouest du Burkina Faso. Les populations du ravageur peuvent se développer sur des cultures pluviales, des peuplements d'adventices ou des cultures maraîchères. Ces différents habitats ont en commun leur caractère transitoire, aucun d'entre-eux ne pouvant héberger l'insecte en permanence. Nous avons vu que l'activité de *H.armigera* en système pluvial était limitée à la saison des pluies, tandis qu'en culture maraîchère les infestations se produisaient quasi exclusivement durant la saison sèche. Cet asynchronisme des agroécosystèmes colonisés permet à la noctuelle de se maintenir en activité durant une grande partie de l'année. Cependant, la disparition progressive des cultures-hôtes maraîchères durant la deuxième moitié de la longue saison sèche des climats soudanien et soudano-guinéen entraîne la présence d'une période défavorable à la survie de l'insecte.

Deux mécanismes permettent à *H.armigera* d'assurer une exploitation maximale de ces habitats. Le premier de ces mécanismes est la migration, qui joue un rôle à plusieurs échelles. Des mouvements intrarégionaux se produisent en début et fin de saison des pluies et permettent la colonisation successive des agroécosystèmes maraîchers et pluviaux des zones soudanienne et soudano-guinéenne. Des mouvements inter-régionaux, associés aux migrations saisonnières du Front Inter Tropical, permettent des déplacements entre zones climatiques soudanienne et guinéenne.

Nous avons vu que deux mécanismes de diapause assurent la survie d'une fraction des chrysalides formées durant la saison sèche. En raison des durées limitées de survie des chrysalides en diapause confrontées aux hautes températures du sol, le rôle des diapauses thermique et photopériodique se restreint aux agroécosystèmes maraîchers.

La meilleure connaissance du cycle évolutif de *H.armigera* à laquelle nous avons abouti pourra permettre une meilleure orientation des méthodes de lutte contre le ravageur, particulièrement dans la perspective d'une mise en oeuvre de méthodes de lutte intégrée en culture cotonnière.

Le principal enseignement que l'on peut tirer du suivi des populations en zone cotonnière est que la lutte contre *H.armigera* ne peut être envisagé uniquement sur le coton, mais doit également prendre en compte le rôle des autres cultures et plantes hôtes du ravageur. Dans cette optique, le rôle du maïs est particulièrement important. Nous avons vu que le maïs jouait un rôle de diversion durant sa phase attractive et provoquait lors de sa maturation un report des populations sur le coton. Les implications de ces interactions sont multiples.

La présence systématique d'un pic d'infestation sur le coton entre la mi septembre et la mi octobre justifie l'importance des semis précoces pour permettre à la phase la plus sensible de la culture (approximativement 60e au 100e jour) d'échapper à cette période à risque.

L'utilisation du maïs comme "plante-piège", bien connue par le passé (PARSONS, 1940), pourrait être remise d'actualité par les efforts actuellement entrepris afin de limiter la lutte chimique sur la culture cotonnière. Un moyen pourrait consister à éviter la monoculture de coton et à pratiquer des semis de parcelles de maïs (échelonnés ou non) dans les grands blocs de culture de coton. Les dates de semis et les surfaces relatives des deux cultures seraient à fixer de manière à obtenir un effet de diversion suffisant

et un report de populations faible. Une telle technique serait de peu d'intérêt au Burkina Faso, où nous avons vu que la mosaïque de parcelles paysannes de taille réduite reproduisait involontairement l'effet recherché. Dans un pays tel que le Cameroun, où la pratique de la culture en grands blocs est généralisée (ROUPSARD, 1985), la technique pourrait être testée.

Il est également possible d'envisager de chercher à maîtriser les populations présentes sur le maïs, de manière à limiter l'effet de report et à atténuer le pic d'attaque sur le coton. La mise en oeuvre d'un tel procédé risque d'être délicate, dans la mesure où les dégâts de *H. armigera* sur le maïs n'atteignent pas un niveau perceptible par le paysan. Dans le même ordre d'idées, la lutte contre les premières populations se développant sur l'adventice *C. viscosa* en juin et juillet pourrait permettre de limiter les niveaux d'infestation ultérieurs. La réalisation d'une telle stratégie est envisageable dans la mesure où les principaux peuplements de cette adventice sont localisés sur les anciennes parcelles cultivées et les abords des routes et villages. Elle risque cependant également de se heurter à l'absence d'intérêt économique directement perceptible par les paysans. Les méthodes de lutte utilisables dans le cadre de cette stratégie pourraient englober l'utilisation de pesticides chimiques ou de biopesticides, ainsi que le recours à la confusion sexuelle. Des méthodes de lutte basées sur l'emploi des entomophages pourraient être mieux indiquées, dans la mesure où elles pourraient permettre d'obtenir de plus des effets de transferts de faune auxiliaire vers le coton.

Certaines évolutions des pratiques agricoles pourraient conduire à une évolution du statut de *H. armigera* en Afrique de l'Ouest. En premier lieu, le remplacement des variétés de sorgho traditionnelles par des variétés améliorées à panicule compacte pourrait avoir d'importantes conséquences, comme a pu l'observer NYAMBO (1988a) en Tanzanie. La vulgarisation de telles variétés pourrait faire jouer au sorgho un rôle de diversion et de report similaire à celui du maïs. Cependant, compte-tenu du cycle plus long du sorgho et de sa floraison plus tardive que celle du maïs (septembre), l'effet négatif de report serait peu important sur le coton en zone soudanienne. Par contre, il y a fort à craindre que les populations se développant alors sur le sorgho en septembre (numériquement bien plus importantes que sur le maïs) ne provoquent un accroissement des effectifs des adultes migrants colonisant en octobre le maraîchage en zone soudanienne et le coton en zone guinéenne.

Nous avons pu voir que seul le maraîchage (essentiellement la tomate) fournissait en zone soudanienne la possibilité pour *H. armigera* de se maintenir en activité en saison sèche et de produire des chrysalides diapausantes capables d'émerger lors de la reprise des pluies. On peut redouter que l'accroissement actuel des superficies des cultures maraîchères ne s'accompagne d'une aggravation de l'incidence de *H. armigera* en permettant un accroissement des populations survivant à la saison sèche.

H. armigera a développé des résistances aux pyréthrinoïdes dans de nombreuses régions du monde (McCAFFERY *et al.*, 1991; GUNNING *et al.*, 1984; AHMAD et McCAFFERY, 1988). Les caractéristiques du cycle évolutif de *H. armigera* en Afrique de l'Ouest possèdent des implications sur l'évolution de la sensibilité du ravageur à cette famille d'insecticides dans la région.

Nous avons vu que le ravageur développait deux à quatre générations sur le coton durant la saison des pluies. En début de saison sèche, les infestations débutent sur la tomate et 4 à 6 générations se succèdent alors. Le coton est protégé par des applications d'associations insecticides binaires pyréthrinoïde / organophosphoré. La protection insecticide de la tomate est quant à elle extrêmement anarchique, basée sur des applications de matières actives variées, parmi lesquelles dominent cependant les pyréthrinoïdes (seuls ou en association avec un organophosphoré). Le nombre de générations de *H. armigera* soumises à l'action des pyréthrinoïdes est donc extrêmement élevé, puisqu'il varie entre 6 et 10 par an. Cette forte pression de sélection peut faire craindre l'apparition rapide d'une résistance. Cependant, nos observations personnelles semblent indiquer que l'utilisation des insecticides sur la tomate reste pour l'instant limitée et essentiellement concentrée sur les périodes de pic d'infestation, principalement en raison du faible encadrement de cette culture (vulgarisation agricole et vente de pesticides). L'extension actuelle des superficies maraîchères et un éventuel accroissement du recours à la protection insecticide chimique sur ces cultures pourraient accroître considérablement les risques d'apparition d'une résistance.

Les dangers présentés par le développement d'une résistance aux pyréthrinoïdes sont d'autant plus grands que nous avons montré que les populations de *H. armigera* étaient reliées par de forts flux migratoires. L'intensité des flux migratoires à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest laisse en effet penser que la diffusion de gènes de résistance pourrait se faire très rapidement dans toute la région.

En Australie, DALY (1993) indique que la survie des nymphes diapausantes durant l'hiver semble être moindre chez les individus résistants que chez les sensibles. Une action similaire des diapauses thermique et photopériodique en Afrique de l'Ouest pourrait être un des facteurs ayant retardé jusqu'à maintenant l'apparition d'une résistance. De plus, l'existence d'une "dilution" des gènes de résistance par le croisement des populations résistantes avec des populations plus sensibles issues d'hôtes non traités est également envisageable lorsque l'on considère le rôle que jouent le maïs et certaines adventices dans la dynamique des populations du ravageur en système de culture pluvial.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHMAD M., McCAFFERY A.R., 1988. Resistance to insecticides in a Thailand strain of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of Economical Entomology**. 81: 45-48.
- ALLEN J.-C., 1976. A modified sine wave method for calculating degree days. **Environmental Entomology**. 5: 388-36.
- ALLSOP P.G., BUTLER D.G., 1987. Estimating day-degrees from daily maximum-minimum temperatures: a comparison of techniques for a soil-dwelling insect. **Agricultural and Forest Meteorology**. 41: 165-172.
- ANDREWARTHA H.G., 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. **Biological Review of the Cambridge Philosophical Society**. 27: 50-107.
- APPERT J., 1971. Les insectes nuisibles au maïs en Afrique et à Madagascar. **Agronomie Tropicale**. 4: 476-499.
- ARNOLD C.Y., 1960. Maximum-minimum temperatures as a basis for computing heat units. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**. 76: 682-692.
- ASECNA, 1966. Aperçus sur le climat de la Haute-Volta. ASECNA, Ouagadougou, 135 p.
- BAGAYOKO B., 1980. Contribution à l'étude des facteurs d'induction de la diapause de *Heliothis armigera* Hbn. (Lep. Noct.) et aux potentialités diapauses manifestes chez deux de ses populations africaines. Mémoire de DAA, ENSA Montpellier, 29 p.
- BALDY C., 1980. Cours d'agrométéorologie-bioclimatologie, orienté vers les problèmes des régions soudano-sahéliennes d'Afrique de l'Ouest à un maximum pluvial. INRA, Montfavet, non publié, 90 p.
- BALLA A.N., 1982. - Progress in research and development for *Heliothis* management in the Sudan. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on *Heliothis* management**, 363-368, ICRISAT, Patancheru.
- BANPOT NAPOMPETH, 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. and their host plants in Southeast Asia. In KING E.G., JACKSON R.D., **Proceedings of the workshop on biological control of *Heliothis*: increasing the effectiveness of natural enemies**, 299-310, FERRO USDA, New Dehli.
- BARTON N.H., SLATKIN M., 1986. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. **Heredity**. 56: 409-415.
- BELL M.R., 1988. *Heliothis virescens* and *H. zea* (Lepidoptera: Noctuidae) feasibility of using oil soluble dye to mark populations developing on early season host-plants. **Journal of Entomological Science**. 23: 223-228.
- BENSCHOTER C.A., 1968. Influence of light manipulation on diapause of *Heliothis zea* and *H. virescens*. **Annals of the Entomological Society of America**. 61: 1272-1274.
- BHATNAGAR V.S., DAVIES J.C., 1978. Factors affecting population of gram pod borer, *Heliothis armigera* (Hübner) at Patancheru (Andhra Pradesh). **Bulletin of Entomology**. 19: 52-64.
- BOURDOUXHE L., 1980. Etude de l'évolution des vols d'*Heliothis armigera* au moyen de pièges à phéromone sexuelle de synthèse au Sénégal. **Bulletin Phytosanitaire de la FAO**. 28: 107-109.
- BOURDOUXHE L., 1982. Comparaison de deux types de pièges pour le piégeage de *Heliothis armigera* au Sénégal. **Bulletin Phytosanitaire de la FAO**. 30: 131-136.

- BOWDEN J., 1973. Migration of pests in the tropics. **Medelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent**. 38: 785-796.
- BOWDEN J., BROWN G., STRIDE T., 1979. The application of X-ray spectrometry to analysis of elemental composition (chemoprinting) in the study of migration of *Noctua pronuba* L. **Ecological Entomology**. 4: 199-204.
- BOWDEN J., GIBBS D.G., 1973. Light-trap and suction-trap catches of insects in the northern Gezira, Sudan, in the season of southward movement of the Inter-Tropical Front. **Bulletin of Entomological Research**. 62: 571-596.
- BRADER-BREUKEL L.M., 1970. Facteurs de reproduction chez *Heliothis armigera* (Hb.) et *Diparopsis watersi* (Roths.). **Coton et Fibres Tropicales**. 25: 509-511.
- BROWN E.S., BETTS E., RAINEY R.C., 1969. Seasonal changes in distribution of the African Armyworm, *Spodoptera exempta* (Wlk.) (Lep., Noctuidae), with special reference to Eastern Africa. **Bulletin of Entomological Research**. 58: 661-728.
- BUES R., HMIMINA M., POITOUT S., GABARRA R., 1989. Différents états de diapause nymphale et stratégie d'hivernation de *Heliothis armigera* Hübn. (Lep., Noctuidae). **Journal of Applied Entomology**. 107: 376-386.
- BUTLER G.D.Jr., WILSON L.T., HENNEBERRY T.J., 1985a. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): initiation of summer diapause. **Journal of Economic Entomology**. 78: 320-324.
- BUTLER G.D.Jr., HENNEBERRY T.J., BARTLETT A.C., 1985b. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): termination of summer diapause. **Journal of Economic Entomology**. 78: 1287-1292.
- CAB 1993. **Distribution map of pests. Series A: map n°15. *Helicoverpa armigera***. CAB International, Londres, 6 p.
- CAYROL R., POITOUT S., ANGLADE P., 1974. Etude comparée des caractères biologiques respectifs de quelques espèces de *Noctuidae* plurivoltines migrantes et sédentaires. **Annales de Zoologie et d' Ecologie Animale**. 6: 1-10.
- CHARI M.S., PATEL A.R., RAO B.S., BHARPODA T.M., PATEL N.M., 1985. Population studies on tobacco capsule borer *Heliothis armigera* Hübner. **Tobacco Research**. 11: 98-104.
- COAKER T.H., 1959. Investigations on *Heliothis armigera* (Hübner.) in Uganda. **Bulletin of Entomological Research**. 50: 487-506.
- COLLINGWOOD E.F., BOURDOUXHE L., DEFRANCQ M., 1981. **Les principaux ennemis des cultures maraîchères au Sénégal**. CDH, Dakar, 50 p.
- COMMON I.F.B., 1953. The Australian species of *Heliothis* (Lepidoptera: Noctuidae) and their pest status. **Australian Journal of Zoology**. 1: 319-344.
- COUILLOUD R., 1978. **Les *Earias* du cotonnier en Côte-D'Ivoire**. Thèse de Docteur Ingénieur, Institut National Agronomique, Paris Grignon, 120 p.
- DALY J.C., 1991. Methods for studying the genetics of populations of *Heliothis*. In ZALUCKI M.P., ***Heliothis: research methods and prospects***, 157-170, Springer-Verlag, New-York.
- DALY J.C., 1993. Ecology and genetics of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera*: interactions between selection and gene flow. **Genetica**. 90: 217-226.

- DALY J.C., GREGG P., 1985. Genetic variation in *Heliothis* in Australia: species identification and gene flow in two pest species *H. armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae). **Bulletin of Entomological Research**. 75: 169-184.
- DAVIDSON J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. **Journal of Animal Ecology**. 13: 26-38.
- DEBRICON P., THIERRY D., 1965. République de Haute-Volta. Secteur d'expérimentation de Bobo-Dioulasso et Koudougou. Campagne cotonnière 1965. Institut de Recherche du Coton et des Textiles Exotiques, Paris, 73 p.
- DELATTRE R., 1973. Parasites et maladies en culture cotonnière. IRCT, Paris, 146 p.
- DENLINGER D.L., 1986. Dormancy in tropical insects. **Annual Review of Entomology**. 31: 239-264.
- DENT D.R., PAWAR C.S., 1988. The influence of moonlight and weather on catch of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in light and pheromone traps. **Bulletin of Entomological Research**. 78: 365-377.
- DOGGETT H., 1964. A note on the incidence of American bollworm *Heliothis armigera* (Hüb.) (Noctuidae) in sorghum. **East African Agricultural and Forestry Journal**. 29: 248-249.
- DRAKE V.A., 1991. Methods for studying adult movement in *Heliothis*. In ZALUCKI M.P., *Heliothis: research methods and prospects*, 109-121, Springer-Verlag, New-York.
- DRAKE V.A., FARROW R.A., 1985. A radar and aerial-trapping study of an early spring migration of moths (Lepidoptera) in inland New South Wales. **Australian Journal of Ecology**. 10: 223-235.
- DURAND R., 1969. Signification et portée des sommes de températures. **Bulletin Technique Information du Ministère de l'Agriculture (BTI)**. 238: 185-190.
- DUVIARD D., 1981. Les *Dysdercus* du cotonnier en Afrique Occidentale. Ecologie et migrations. ORSTOM, Paris, 172 p.
- FARROW R.A., DALY J.C., 1987. Long-range movement as an adaptative strategy in the genus *Heliothis* (Lepidoptera: Noctuidae): a review of its occurrence and detection in four pest species. **Australian Journal of Zoology**. 35: 1-24.
- FERGUSON A., 1980. Biochemical systematics and evolution. Blackie, Glasgow, 194 p.
- FITT G.P., 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. **Annual Review of Entomology**. 34: 17-52.
- FITT G.P., DALY J.C., 1990. Abundance of overwintering pupae and the spring generation of *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) in northern New South Wales, Australia: implications for pest management. **Journal of Economic Entomology**. 83: 1827-1836.
- FLETCHER R.K., 1941. The relation of moisture content of the cotton plant to oviposition by *Heliothis armigera* (Hbn.) and to survival of young larvae. **Journal of Economic Entomology**. 34: 856-858.
- FOLEY H. 1981. Pupal development rate of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) under constant and alternating temperatures. **Journal of the Australian Entomological Society**. 20: 13-20.

- FYE R.E., 1971. Temperature in the plant parts of short-staple cotton. **Journal of Economic Entomology**, 64: 1432-1435.
- GALICHET P.F., 1964. *Diparopsis watersi* Rothschild, *Lepidoptera, Noctuidae*, ravageur du cotonnier en Afrique Centrale. Troisième partie: étude expérimentale de la diapause. **Coton et Fibres Tropicales**, 19: 473-518.
- GILLIER P., SILVESTRE P., 1969. **L'arachide**. Mazonneuve et Larose, Paris, 292 p.
- GIRET M., 1986. Sélection de lignée à taux et durée de diapause différents chez *Heliothis armigera* Hübner (Lep. Noctuidae), souche d'origine tropicale, élevée à 25°C et 12 heures d'éclairement. **Coton et Fibres Tropicales**, 41: 103-115.
- GIRET M., COUILLOUD R., 1982. Effet de la température sur le stade nymphal d'*Heliothis armigera* Hübn. (Lepidoptera Noctuidae): technique de conservation par arrêt de développement à 15° C. **Coton et Fibres Tropicales**, 37: 271-276.
- GIRET M., COUILLOUD R., 1986. Remplacement de l'agar-agar par un gélifiant à base de carraghénate pour la confection de milieux nutritifs destinés à l'élevage des larves de Lépidoptères. **Coton et Fibres Tropicales**, 41: 131-133.
- GIRET M., COUILLOUD R., 1987. Production d'*Heliothis armigera* (Hübner) (Lep., Noctuidae): technique d'élevage en groupe des chenilles. **Coton et Fibres Tropicales**, 42: 211-214.
- GOEBEL R., 1993. **Pheromone technology in Europe and the developing countries**. Rapport de participation au groupe de travail. CIRAD-CA, Montpellier, non publié, 15 p.
- GREATHEAD D.J., GIRLING D.J., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. and of their natural enemies and host plants in southern and western Africa. In KING E.G., JACKSON R.D., **Proceedings of the workshop on biological control of *Heliothis*: increasing the effectiveness of natural enemies**, 329-346, FERRO USDA, New Delhi.
- GREGGE P.C., FITT G.P., COOBS M., HENDERSON G.S., 1994. Migrating moths collected in tower-mounted light traps in northern New South Wales, Australia: influence of local and synoptic weather. **Bulletin of Entomological Research**, 84: 17-30.
- GREGG P.C., WILSON A.G.L., 1991. Trapping methods for adults. In ZALUCKI M.P., ***Heliothis*: research methods and prospects**, 30-48, Springer Verlag, New York.
- GUILLOBEZ S., 1985. **Milieux naturels du Burkina Faso**. IRAT, Paris, 1 p. (carte)
- GUNNING R.V., EASTON C.S., GREENUP L.R., EDGE V.E., 1984. Pyrethroid resistance in *Heliothis armiger* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia. **Journal of Economic Entomology**, 77: 1283-1287.
- HACKETT D.S., GATEHOUSE A.G., 1982a. - Diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. fletcheri* (Hardwick) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Sudan Gezira. **Bulletin of Entomological Research**, 72: 409-422.
- HACKETT D.S., GATEHOUSE A.G., 1982b. - Studies on the biology of *Heliothis* spp. in Sudan. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on *Heliothis* management**, 29-38, ICRISAT, Patancheru.

- HAGGIS M.J., 1982. Distribution of *Heliothis armigera* eggs on cotton in the Sudan Gezira: spatial and temporal changes and their possible relation to weather. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on *Heliothis* management**, 87-99, ICRISAT, Patancheru.
- HARDWICK D.F., 1965. The corn earworm complex. **Memoirs of the Entomological Society of Canada**. n°40, 247 p.
- HARDY G.H., 1908. Mendelian proportions in a mixed population. **Science**. 28: 49-50.
- HARTSTACK A.W., WITZ J.A., 1981. Estimating field populations of tobacco budworm moths from pheromone trap catches. **Environmental Entomology**. 10: 908-914.
- HARTSTACK A.W., WITZ J.A., BUCK D.R., 1979. Moth traps for the tobacco budworm. **Journal of Economic Entomology**. 79: 519-522.
- HENDRICKS W.H.III, MUELLER T.F., PHILLIPS J.R., DAVIS O.K., 1987. Pollen as an indicator of long-distance movement of *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). **Environmental Entomology**. 16: 1148-1151.
- HILLIS D.M., MORITZ C., 1990. **Molecular systematics**. Sinauer Associates, Sunderland, 588 p.
- HMIMINA M., 1975. Le ver de la tomate (*Heliothis armigera* Hb. Noctuidae, Lepidoptera). **Hommes Terre & Eaux**. 87-89.
- HMIMINA M., 1986. **Stratégie d'occupation des cultures et d'hivernation chez *Helicoverpa armigera* Hb. (Lepidoptera, Noctuidae): Essais de modélisation prévisionnelle**. Thèse Docteur es Science, Université Aix-Marseille III, Faculté Sciences, 184 p.
- HMIMINA M., POITOUT S., BUES R., 1993. Variabilité des potentialités diapauses intra et interpopulations chez *Heliothis armigera* Hb. (Lep., Noctuidae). **Journal of Applied Entomology**. 116: 273-283.
- HUGHES R.D., NICHOLAS W.L., 1974. The spring migration of the bushfly (*Musca vetustissima* Walk.): evidence of displacement provided by natural population markers including parasitism. **Journal of Animal Ecology**. 43: 411-428.
- JACQUEMARD P., 1976. La diapause de *Diparopsis watersi* (Roths.) (Lepidoptera Noctuidae) dans le nord du Cameroun. **Coton et Fibres Tropicales**. 31: 297-311.
- JACTEL H., VAISSAYRE M., 1988. Evaluation de la dose optimale et de la rémanence des phéromones pour le piégeage de *Cryptophlebia leucotreta* Meyrick (Lepidoptera: Olethreutidae) et *Pectinophora gossypiella* Saunders (Lepidoptera: Gelechiidae). **Coton et Fibres Tropicales**. 43: 139-143.
- JAYARAJ S., 1982. Biological and ecological studies of *Heliothis*. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on *Heliothis* management**, 17-28, ICRISAT, Patancheru.
- JONES P.E., 1936. Investigations on the cotton boll worm, *Heliothis obsoleta*, Fabr. **Mazoe Citrus Experimental Station Publication**. 4a: 21-82.
- JOYCE R.J.V., 1973. Insect mobility and the philosophy of crop protection with reference to the Sudan Gezira. **Pest Articles and News Summary**. 19: 62-70.

- JOYCE R.J.V., 1982. A critical review of the role of chemical pesticides in *Heliothis* management. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on *Heliothis* management**, 173-188, ICRISAT, Patancheru.
- KAY I.R., NOBLE R.M., TWINE P.H., 1979. The effect of gossypol in artificial diet on the growth and development of *Heliothis punctigera* and *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of the Australian Entomological Society**. 18: 229-232.
- KAY I.R., 1981. The effect of constant temperatures on the developpement time of eggs of *Heliothis armiger* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of the Australian Entomological Society**. 20: 155-156.
- KEHAT M., GOTHILF S., DUNKELBLUM E., GREENBERG S., 1980. Field evaluation of female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. 27: 188-193.
- KEHAT M., GOTHILF S., DUNKELBLUM E., GREENBERG S., 1982. Sex pheromone traps as a means of improving control programs for the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Environmental Entomology**. 11: 727-729.
- KEHAT M., GREENBERG S., 1978. Efficiency of the synthetic sex attractant and the effect of trap size on captures of *Spodoptera littoralis* males in water traps and dry funnel traps. **Phytoparasitica**. 6: 79-83.
- KIRKPATRICK T.H., 1961. Queensland distributions and host records for *Heliothis* species (Lepidoptera: Noctuidae). **Queensland Journal of Agricultural Science**. 18: 195-202.
- KOMAROVA O.S., 1959. On the conditions determining the diapause of the hibernating pupae in *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera, Noctuidae). **Entomological Review**. 38: 318-325.
- KONONENKO A.P., GRICHANOV I.Y., KIROV E.I., MARIOROV V.I., 1986. Corrélation entre les piégeages d'adultes de *Helicoverpa armigera* et la densité des stades pré-imaginaux (en russe). **Izvestiya Akademii Nauk Tadzhiksoi SSR, Biologicheskikh Nauk**. 3: 51-55 (in **Review of Applied Entomology Series A**. 1987, 75: 644).
- KORMAN A.K., MALLET J., GOODENOUGH J.L., GRAVES J.G., HAYES J.L., HENDRICKS D.E., LUTTRELL R., PAIR S.D., WALL M., 1993. Population structure in *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): an estimate of gene flow. **Annals of the Entomological Society of America**. 86:182-188.
- KOSHIYA D.J., PATEL H.K., 1987. Life-tables and population dynamics of *Heliothis armigera* Hubn. on groundnut. **GAU Research Journal**. 12: 11-14.
- KRAVCHENKO V.D., 1984. The behaviour of the cotton bollworm (*Heliothis armigera*) under natural conditions (en russe). **Zoologicheskii Zhurnal**. 63: 682-686. (In: **Review of Applied Entomology Series A**. 72: 909).
- KUZNETSOVA M.S., 1972. The effects of temperature and photoperiodic conditions of the reactivation of diapausing pupae of the cotton bollworm *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera, Noctuidae). **Entomological Review**. 51 : 311-315.
- LACLAVERE G., 1993. **Atlas du Burkina Faso**. Editions Jeune Afrique, Paris, 54 p.

- LANSMAN R.A., SHADE R.O., SHAPIRA J.F., AVISE J.C., 1981. The use of restriction endonuclease to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. III. Techniques and potential applications. **Journal of Molecular Evolution**. 17: 214-226.
- LE BOURGEOIS T., 1993. **Les mauvaises herbes dans la rotation cotonnière au Nord-Cameroun (Afrique) - Amplitude d'habitat et degré d'infestation - Cycle de développement**. Thèse de Doctorat USTL Montpellier II, Montpellier, 241 p.
- LINDSEY A.A., NEWMAN J.E., 1956. Use of official weather data in spring time temperature analysis of a an Indiana phenological record. **Ecology**. 37: 812-823.
- LINGREN P.D., SPARKS A.N., RAULSTON J.R., WOLF W.W., 1978. Applications for nocturnal studies of insects. **ESA Bulletin**. 34: 206-212.
- MALLET J., KORMAN A., HECKEL D.G., KING P., 1993. Biochemical genetics of *Heliothis* and *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae) and evidence for a founder event in *Helicoverpa zea*. **Annals of the Entomological Society of America**. 86: 189-197.
- MANJUNATH T.M., BHATNAGAR V.S., PAWAR C.S., SITHANANTHAM S., 1989. Economic importance of *Heliothis* spp. in India and an assesment of their natural enemies and host plants. In KING E.G., JACKSON R.D., **Proceedings of the workshop on biological control of *Heliothis*: increasing the effectiveness of natural enemies**, 197-228, FERRO USDA, New Dehli.
- MANSINGH A., 1971. Physiological classification of dormancies in insects. **Canadian Entomologist**. 103: 983-1009.
- MASAKI S., 1980. Summer diapause. **Annual Review of Entomology**. 25: 1-25.
- MATTHEWS G.A., TUNSTALL J.P., 1968. Scouting for pests and the timing of spray applications. **Cotton Growing Review**. 2: 115-126.
- McCAFFERY A.R., WALKER A.J., TOPPER C.P., 1991. Insecticide resistance in the bollworm, *Helicoverpa armigera* from Indonesia. **Pesticide Science**. 32: 85-90.
- MEIERROSE C., ARAUJO J., PERKINS D., MERCADIER G., POITOUT S., BUES R., VARGAS PIQUERAS P., CABELLO T., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. (Lep.:Noctuidae) and their natural enemies and host plants in Western Europe. In KING E.G., JACKSON R.D., **Proceedings of the workshop on biological control of *Heliothis*: increasing the effectiveness of natural enemies**, 311-328, FERRO USDA, New Dehli.
- MITTER C., POOLE R.W., MATTHEWS M., 1993. Biosystematics of the Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae). **Annual Review of Entomology**. 38: 207-225.
- MOHYUDDIN A.I., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. in Pakistan and their natural enemies and host plants. In KING E.G., JACKSON R.D., **Proceedings of the workshop on biological control of *Heliothis*: increasing the effectiveness of natural enemies**, 229-240, FERRO USDA, New Dehli.
- MORTON N., 1979. Time related factors in *Heliothis* control on cotton. **Pesticide Science**. 10: 254-270.
- MOURIKIS P.A., VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970. The behaviour of adults of *Heliothis armigera* (Hbn.) (Lep., Noctuid.) under laboratory conditions. **Zeitschrift für Angewandte Entomologie**. 66: 36-41.
- MURRAY D.A.H., WILSON A.G.L., 1991. Methods for studying diapause. In ZALUCKI M.P., ***Heliothis*: research methods and prospects**, 102-108, Springer-Verlag, New-York.

- NAGALINGAM B., 1981. Occurrence of two polyphagous lepidopterous pests on sweet orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) in Andhra Pradesh. **Science and Culture**. 47: 408-409.
- NEI M., 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. **Annals of Human Genetics**. 41: 225-233.
- NEI M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. **Genetics**. 89: 583-590.
- NEL J.J.C., 1961. The seasonal history of *Heliothis armigera* Hüb. on lupins in the southwestern Cape Province. **South African Journal for Agricultural Science**. 4: 576-586.
- NESBITT B.F., BEEVOR P.S., HALL D.R., LESTER R., 1979. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. **Journal of Insect Physiology**. 25: 535-541.
- NESBITT B.F., BEEVOR P.S., HALL D.R., LESTER R., 1980. (Z)-9-hexadecenal: a minor component of the female sex pheromone of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae). **Entomologia Experimentalis et Applicata**. 27: 306-308.
- NEWTON P.J., 1987. The potential of synthetic sex pheromone traps for monitoring outbreaks of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on citrus. **Citrus and Subtropical Fruit Journal**. 634: 7-10.
- NIBOUCHE S., 1992. Acariens, diplopodes et insectes phytophages associés à la culture cotonnière au Burkina Faso. **Coton et Fibres Tropicales**. 47: 305-312.
- NYAMBO B.T., 1988a. Significance of host-plant phenology in the dynamics and pest incidence of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), in Western Tanzania. **Crop Protection**. 7: 161-167.
- NYAMBO B.T., 1988b. A comparative assessment of pheromone and light traps as a tool for monitoring *Heliothis armigera* in Tanzania. **Tropical Pest Management**. 34: 448-454.
- NYAMBO B.T., 1989. Assessment of pheromone traps for monitoring and early warning of *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) in the western cotton-growing areas of Tanzania. **Crop Protection**. 8: 188-192.
- NYE I.W.B., 1982. The nomenclature of *Heliothis* and associated taxa (Lepidoptera: Noctuidae): past and present. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on *Heliothis* management**, 3-8, ICRISAT, Patancheru.
- OUATTARA S., JOLIVET P., VAN PARYS E., 1977. **Seconde liste des insectes et plantes-hôtes en Haute-Volta et dans les régions limitrophes**. Projet de renforcement de la protection des plantes en Haute-Volta, FAO, Bobo-Dioulasso, non publié, 107 p.
- PARSONS F.S., 1939. Investigations on the cotton bollworm, *Heliothis armigera* Hbn. (*obsoleta*, Fabr.). **Bulletin of Entomological Research**. 30: 321-337.
- PARSONS F.S., 1940. Investigations on the cotton bollworm, *Heliothis armigera*, Hübner. **Bulletin of Entomological Research**. 31: 147-177.
- PARSONS F.S., ULLYETT G.C., 1934. Investigations on the control of the american and red bollworms of cotton in S. Africa. **Bulletin of Entomological Research**. 25: 349-381.
- PARTON W.J., LOGAN J.A., 1981. A model for diurnal variation in soil and air temperature. **Agricultural Meteorology**. 23: 205-216.

- PASHLEY D.P., 1985. The use of population genetics in migration studies: a comparison of three noctuid species. In BARFIELD C., BERGER R., KENNEDY C.G., MAC KENZIE D.R., **movement and dispersal in biotic agents**. 305-324, Louisiana State Univ., Baton-Rouge.
- PASTEUR G., 1985. Les paramètres statistiques communément utilisés dans l'exploitation des résultats de l'électrophorèse des protéines et leur avenir en systématique. In GOYFFON M., D'HONDT J.-L., **Electrophorèse et taxonomie**. 141-180, Société Zoologique de France, Paris.
- PASTEUR N., PASTEUR G., BONHOMME F., CATALAN J., BRITTON-DAVIDIAN J., 1987. **Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines**. Lavoisier, Paris, 217p.
- PATEL R.C., PATEL R.M., MADHUKAR B.V.R., PATEL R.B., 1974. Oviposition behaviour of *Heliothis armigera* (Hbn.) in cotton, hybrid-4. **Current Science**. 43: 588-589.
- PAWAR C.S., SITHANANTHAM S., BHATNAGAR V.S., SRIVASTAVA C.P., REED W., 1988. The development of sex pheromone trapping of *Heliothis armigera* at ICRISAT, India. **Tropical Pest Management**. 34: 39-43.
- PAWAR C.S., SRIVASTAVA C.P., REED W., 1983. Pheromone trap network for *Heliothis armigera* in India. **International Pigeonpea Newsletter**. 2: 60-61.
- PERSSON B., 1974. Diel distribution of oviposition in *Agrotis ipsilon* (Hufn.), *Agrotis munda* (Walk.), and *Heliothis armigera* (Hbn.) (Lep. Noctuidae), in relation to temperature and moonlight. **Entomol. Scand.** 5: 196-208.
- POITOUT S., BUES R., 1979. La noctuelle de la tomate (*Heliothis* ou *Helicoverpa armigera* Hbn.). Son cycle évolutif dans le sud de la France. **Défense des Végétaux**. 195: 12-28
- POITOUT S., CAYROL R., 1969. - Action de différents facteurs sur le nombre de stades larvaires chez la noctuelle de la tomate *Helicoverpa armigera* Hbn. **Annales de la Société Entomologique de France**. 5: 407-427.
- PRADHAN S., 1946. Insect population studies. IV. Dynamics of temperature effect on insect development. **Proceedings of the National Institute of Science of India**. 12: 385-404.
- PRETORIUS L.M., 1976. Laboratory studies on the developmental and reproductive performance of *Heliothis armigera* (Hübner) on various food plants. **Journal of the Entomological Society of South Africa**. 39: 337-343.
- PRUESS K.P., 1983. Day-degree methods for pest management. **Environmental Entomology**. 12: 613-619.
- QAYYUM A., ZALUCKI M.P., 1987. Effects of high temperature on survival of eggs of *Heliothis armigera* (Hubner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of the Australian Entomological Society**. 26: 295-298.
- QUINN T.W., WHITE B.N., 1987. Identification of RFLP in genomic DNA of the lesser snow goose (*Anser caerulescens caerulescens*). **Molecular Biology and Evolution**. 4: 126-143.
- RAYMOND M., ROUSSET F., 1994. **Genepop**. Institut des Sciences de l'Evolution, Montpellier, non publié, 13 p.
- REED W., 1965a. *Heliothis armigera* (Hb.) (Noctuidae) in western Tanganyika. I. Biology, with special reference to the pupal stage. **Bulletin of Entomological Research**. 56: 117-125.
- REED W., 1965b. *Heliothis armigera* (Hb.) (Noctuidae) in western Tanganyika. II. Ecology and natural and chemical control. **Bulletin of Entomological Research**. 56: 127-140.

- RENS G.R., 1977. Interrelations and control of insects, attacking cotton and food crops, with particular reference to *Heliothis armigera*. In DE LIMA C.P.F., **Advances in medical, veterinary and agricultural entomology in eastern Africa. Proceedings of the 1st E.A. Conference on entomology**. 80-84, East African Literature Bureau, Nairobi.
- ROOM P.M., 1983. Calculations of temperature-driven development by *Heliothis* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) in the Namoi valley, New South Wales. **Journal of the Australian Entomological Society**. 22: 211-215.
- ROOME R.E., 1975. Activity of adult *Heliothis armigera* (Hb.) (Lepidoptera, Noctuidae) with reference to the flowering of sorghum and maize in Botswana. **Bulletin of Entomological Research**. 65: 523-530.
- ROOME R.E., 1979. Pupal diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) in Botswana: its regulation by environmental factors. **Bulletin of Entomological Research**. 69: 149-160.
- ROTHSCHILD G.H.L., WILSON A.G.L., MALAFANT K.W., 1982. Preliminary studies on female sex pheromones on *Heliothis* species and their possible use in control programs in Australia. In REED W., KUMBLE V., **Proceedings of the international workshop on Heliothis management**, 319-328, ICRISAT, Patancheru.
- SAGE T.L., GREGG P.C., 1985. - A comparison of four types of pheromone traps for *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of the Australian Entomological Society**. 24: 99-100.
- SANOU P., 1989. **La ceinture maraîchère de Bobo-Dioulasso. L'expérience du pays Bobo**. Mémoire de fin d'études, géographie rurale, Univ. Ouagadougou, Inst. Sciences Humaines et Sociales, 82 p.
- SCHWARTZ A., 1991. **L'exploitation agricole de l'aire cotonnière burkinabè: caractéristiques sociologiques, démographiques, économiques**. ORSTOM, Ouagadougou, 88 p.
- SEVACHERIAN V., STERN V.M., MUELLER A.J., 1977. Heat accumulation for timing *Lygus* control measures in a safflower-cotton complex. **Journal of Economic Entomology**. 70: 399-402.
- SHARMA S.K., CHAUDHARY J.P., 1988. Effect of different levels of constant temperature and humidity on the development and survival of *Heliothis armigera* (Hübner). **Indian Journal of Entomology**. 50: 76-81.
- SHUMAKOV E.M., YAKHIMOVICH L.A., 1955. Morphological and histological peculiarities of the metamorphosis of the cotton bollworm (*Chloridea obsoleta* F.) in connection with the phenomenon of diapause (en russe). **Dokl. Akad. Nauk. SSSR**. 101: 779-782. (in **Review of Applied Entomology Series A**. 1956, 44: 11-12).
- SINGH H., SINGH G., 1975. Biological studies of *Heliothis armigera* (Hübner) in the Punjab. **Indian Journal of Entomology**. 37: 154-164.
- SIVAKUMAR M.V.K., GNOUMOU F., 1987. **Agroclimatologie de l'Afrique de l'Ouest: le Burkina Faso**. ICRISAT, Patancheru, 61 p.
- SLATKIN M., 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. **Evolution**. 39: 53-65.
- ROUPSARD M., 1985. La culture du coton au Nord-Cameroun. Modernisation agricole et développement régional. **Coton et Fibres Tropicales**. 40: 39-52.
- SPIETH P.T., 1974. Gene flow and genetic differentiation. **Genetics**. 78: 961-965.

- SWOFFORD D.L., SELANDER R.B., 1989. **Biosys-1. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics.** Illinois Natural History Survey, Champaign, 43 p.
- TAYLOR L.R., 1974. Insect migration, flight periodicity and the boundary layer. **Journal of Animal Ecology.** 43: 225-238.
- TODD E.L., 1978. A checklist of species of *Heliothis* Ochsenheimer (Lepidoptera: Noctuidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington.** 80: 1-14.
- TOGUEBAYE B.S., COUILLOUD R., 1982. Etude descriptive de l'oeuf et des stades larvaires d'*Heliothis armigera* (Hübner 1908) (Lepidoptera Noctuidae) en microscopie électronique à balayage. **Coton et Fibres Tropicales.** 37: 197-209.
- TOPPER C.P., 1987a. The dynamics of adult population of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) within the Sudan Gezira in relation to cropping pattern and pest control in cotton. **Bulletin of Entomological Research.** 77: 525-539.
- TOPPER C.P., 1987b. Nocturnal behaviour of adults of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Sudan Gezira and pest control implications. **Bulletin of Entomological Research.** 77: 541-554.
- TOTH M., LÖFSTEDT C., BLAIR B.W., CABELLO T., FARAG A.I., HANSSON B.S., KOVALEV B.G., MAINI S., NESTEROV E.A., PAJOR I., SAZONOV A.P., SHAMSHEV I.V., SUBCHEV M., SZÖCS G., 1992. Attraction of male turnip moths *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae) to sex pheromone components and their mixtures at 11 sites in Europe, Asia, and Africa. **Journal of Chemical Ecology.** 18: 1337-1347.
- TWINE P.H., 1978. Effect of temperature on the development of larvae and pupae of the corn earworm, *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). **Queensland Journal of Agricultural and Animal Science.** 35: 23-28.
- VAISHAMPAYAN S.M., VERMA R., 1987. Seasonal change in the reproductive potential of female moths of *Heliothis armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae) collected on light trap at Jabalpur. **Indian Journal of Agricultural Science.** 57: 200-205.
- VAISSAYRE M., 1978. **Contribution à l'étude méthodologique de l'échantillonnage des populations d'insectes.** Thèse 3e cycle, Université Paris-Sud Orsay, 61 pp.
- VALENTINE E.W., 1954. **Tanganyika territory eastern province. Progress report for the season 1953.** p. 3, Empire Cotton Growing Corporation, Londres.
- VAN STEENWYK R.A., BALLMER G.R., BALLMER G.R., PAGE A.L., GANJE T.J., REYNOLD H.T., 1978. Dispersal of rubidium-marked pink bollworm. **Environmental Entomology.** 7: 608-613.
- VIETTE P., 1967. **Faune de Madagascar. XX(2) Insectes Lépidoptères Noctuidae Amphipyriinae (part.) et Melicleptriinae.** ORSTOM CNRS, Paris, 344 p.
- WARDHAUGH K.G., ROOM P.M., GREENUP L.R., 1980. The incidence of *Heliothis armiger* (Hübner) and *H. punctiger* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae) on cotton and other host-plants in the Namoi Valley of New South Wales. **Bulletin of Entomological Research.** 70: 113-131.
- WEIR B.S., 1990. Intraspecific differentiation. In HILLIS D.M., MORITZ C., **Molecular systematics,** 373-410, Sinauer Associates, Sunderland.

- WEIR B.S., COCKERHAM C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure **Evolution**. 38: 1358-1370.
- WELLINGTON W.G., 1962. Population quality and the maintenance of nuclear polyhedrosis between outbreaks of *Malacosoma pluviale* (Dyar). **Journal of Insect Pathology**. 4: 285-305.
- WIDMER M.W., SCHOFIELD P., 1983. *Heliothis* dispersal and migration. Tropical Development and Research Institute, Londres, 41 p.
- WILSON A.G.L., 1983. Abundance and mortality of overwintering *Heliothis* spp. **Journal of the Australian Entomological Society**. 22: 191-199.
- WILSON A.G.L., LEWIS T., CUNNINGHAM R.B., 1979. Overwintering and spring emergence of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Namoi Valley, New South Wales. **Bulletin of Entomological Research**. 69: 97-109.
- WORNER S.P., 1992. Performance of phenological models under variable temperature regimes: consequences of the Kaufmann or rate summation effect. **Environmental Entomology**. 21: 689-699.
- WRIGHT S., 1931. Evolution in Mendelian populations. **Genetics**. 16: 97-159.
- WRIGHT S., 1943. Isolation by distance. **Genetics**. 28: 114-138.
- WRIGHT S., 1951. The genetical structure of populations. **Annals of Eugenics**. 15: 323-354.
- ZALOM G., GOODELL P.B., WILSON L.T., BARNETT W.W., BENTLEY J.B., 1983. **Degree-days: the calculation and use of heat units in pest management**. University of California, Berkeley, 11p.
- ZALUCKI M.P., DAGLISH G., FIREMPONG S., TWINE P., 1986. The biology and ecology of *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia: what do we know? **Australian Journal of Zoology**. 34: 779-814.

ANNEXES

LISTE DES PLANTES-HÔTES DE *HELI COVERPA ARMIGERA*

espèce	nom commun	références
Acanthaceae <i>Justicia</i> sp.		3
Aizoaceae <i>Trianthema portulacastrum</i>		1
Amaranthaceae <i>Amaranthus hybridus</i> <i>A.thunbergii</i> <i>Gonphrena celosioides</i>		10 10 8
Asteraceae <i>Acanthospermum hispidum</i> <i>Achillea millefolium</i> <i>Artemisia</i> sp. <i>Bidens pilosa</i> <i>Calendula arvensis</i> <i>Carduus nutans</i> <i>Carthamus lanatus</i> <i>C.oxyacantha</i> <i>C.tinctorius</i> <i>Chrysanthemum indicum</i> <i>C.lecanthemum</i> <i>Dahlia pinnata</i> <i>Gerbera jamesonii</i> <i>Guizotia abyssinica</i> <i>Helianthus annuus</i> <i>Lactuca sativa</i> <i>Sonchus oleraceus</i> <i>S.asper</i> <i>Tagetes</i> sp. <i>Tridax</i> sp. <i>Xanthium pungens (=pinnata)</i> <i>X.strumarium</i>	 carthame laineux faux-safran chrysanthème grande marguerite tournesol laitue 	 8 7 7 1,10 7 7 1 7 8 8 8 1 1 8 1,8 1 10 10 3 3 10,1 7
Bignoniaceae <i>Tecomaria capensis</i>		1
Brassicaceae <i>Brassica napus</i> <i>B.nigra</i> <i>B.oleracea capitata</i> <i>B.oleracea italica</i> <i>B.rapa</i> <i>B.campestris</i> <i>Coronopus didymus</i> <i>Raphanis</i> sp.	 colza moutarde noire chou blanc chou brocoli navette, rave chou champêtre 	 1 1,8 1 1 1 7 7 3
Boraginaceae <i>Trichodesma indicum</i>		7
Cannabinaceae <i>Cannabis sativa</i>	chanvre	7

espèce	nom commun	références
Capparidaceae <i>Cleome</i> sp. <i>C.monophylla</i> <i>C.gynandra</i> <i>C.viscosa</i>		6 10 8 16
Caricaceae <i>Carica papaya</i>	papaye	1
Caryophyllaceae <i>Dianthus caryophyllus</i>	oeillet	1
Chenopodiaceae <i>Beta vulgaris</i> <i>Chenopodium hircinum</i> <i>C.murale</i> <i>Spinacia oleracea</i>	betterave épinard	1,7 10 10 8
Convolvulaceae <i>Ipomoea batatas</i> <i>I.cordofana</i> <i>I.eriocarpa</i>	patate douce	8 13 16
Fabaceae <i>Astragalus</i> sp. <i>Arachis hypogaea</i> <i>Cajanus cajan</i> <i>Centrosema pubescens</i> <i>Cicer arietinum</i> <i>Crotalaria</i> sp. <i>Desmodium intortum</i> <i>Glycine max</i> <i>Lablab purpureus</i> <i>Lathyrus odoratus</i> <i>Lens culinaris</i> <i>Lupinus</i> sp. <i>Macrotyloma uniflorum</i> <i>Medicago polymorpha</i> <i>M.sativa</i> <i>Mimosa invisa</i> <i>Phaseolus vulgaris</i> <i>P.aconitifolius</i> <i>P. (=Macroptilium) lathyroides</i> <i>P. (=Vigna) radiatus</i> <i>Psophocarpus tetragonolobus</i> <i>Pisum sativum</i> <i>Sesbania cannabina</i> <i>S.pachycarpa</i> <i>S.simpliciuscula</i> <i>Stylosanthes gracilis</i> <i>Trifolium alexandrinum</i> <i>T.resupinatum</i> <i>Vigna unguiculata</i> <i>V.mungo</i>	 arachide pois d'engole pois chiche soja lentille luzerne haricot haricot papillon petit pois stylosanthes trèfle d'Alexandrie niébé haricot velu	7 1,3,8,9 1,8 1 1,7,8 3 14 1,8,11 1 1,7,8 7 1 8 1 1,8 11 1,3,8 1 8 8,11 8 1,3,7,8 1 16 1 14 7,8 7 1,2,8 8

espèce	nom commun	références
Cucurbitaceae <i>Citrullus lantanus</i> <i>Cucumis sativus</i> <i>Cucurbita maxima</i> <i>C.pepo</i> <i>Lagenaria vulgaris</i> <i>Momordica charantia</i>	pastèque concombre potiron courge calebasse	1 3,8 3,8 8 8 8
Euphorbiaceae <i>Acalypha segetalis</i> <i>Chrozophora hierosolymitana</i> <i>Ricinus communis</i>	ricin	10 7 1,8,11
Geraniaceae <i>Geranium sp.</i> <i>Pelargonium sp.</i>		7 3
Hypericaceae <i>Hypericum perforatum</i>		7
Iridaceae <i>Gladiolus sp.</i>		1
Lamiaceae <i>Hyptis spicigera</i> <i>Hoslundia opposita decumbens</i> <i>Lavandula officinalis</i> <i>Leucas martinicensis</i> <i>Ocimum americanum</i> <i>Origanum vulgare</i> <i>Orthosiphon serratum</i> <i>Salvia moorcroftiana</i>	organ	16 10 12 10,16 10 1 10 7
Liliaceae <i>Allium cepa</i>	oignon	3
Linaceae <i>Linum usitatissimum</i>	lin	1,8,11
Loranthaceae <i>Dendrophthoe falcata</i>		7
Malvaceae <i>Abelmoschus esculentus</i> <i>Althaea rosea</i> <i>Gossypium hirsutum</i> <i>G.herbaceum</i> <i>G.barbadense</i> <i>Hibiscus cannabinus</i> <i>H.rosa-sinensis</i> <i>H.sabdariffa</i> <i>H.trionum</i> <i>Malvastrum tricuspidatum</i> <i>Sida cordifolia</i> <i>S.rhombifolia riparia</i> <i>Sida sp.</i>	gombo cotonnier cotonnier kenaf oseille de Guinée	1,4,7,8 7 1,2 7 15 1,11 8 1 1 10 1 10 10
Moringaceae <i>Moringa oleifera</i>		8

espèce	nom commun	références
Musaceae <i>Musa</i> sp. <i>Musa acuminata</i>	banane	1 1
Myrtaceae <i>Melaleuca incana</i>		1
Oleaceae <i>Jasminum</i> sp.		7
Papaveraceae <i>Papaver</i> sp.		3
Passifloraceae <i>Passiflora edulis</i>	fruit de la passion	1
Pedaliaceae <i>Sesamum indicum</i>	sésame	1,2,8
Poaceae <i>Avena sativa</i> <i>Eleusine coracana</i> <i>Hordeum vulgare</i> <i>Panicum</i> sp. <i>P. miliaceum</i> <i>Pennisetum typhoides</i> <i>Saccharum officinarum</i> <i>Setaria italica</i> <i>Sorghum bicolor</i> (=vulgare) <i>Triticum aestivum</i> <i>Zea mays</i>	avoine eleusine orge millet mil canne à sucre millet sorgho blé maïs	8,11 8 1 1 1 8,2 7 8 1,8,11,6 1,7,8 1,5,6,7,8
Polygonaceae <i>Rumex chalepensis</i>		7
Portulacaceae <i>Portulaca filifolia</i>		1
Proteaceae <i>Macadamia integrifolia</i> <i>M.tetraphylla</i>		1 1
Resedaceae <i>Reseda luteola</i>		1
Rosacea <i>Crataegus songarica</i> <i>Fragaria ananassa</i> <i>Rosa sinensis</i>	fraisier	7 1 8
Rubiaceae <i>Coffea</i> sp.	café	3
Rutaceae <i>Citrus aurantium</i> <i>C.limon</i> <i>C.sinensis</i>	oranger amer, bigaradier citronier oranger	2 1 1,2

espèce	nom commun	références
Scrophulariaceae <i>Antirrhinum majus</i> <i>Striga</i> sp. <i>Verbascum virgatum</i> <i>Veronica</i> sp.		14 3 1 7
Solanaceae <i>Capsicum annum</i> <i>Datura leichhardtii</i> <i>D.ferox</i> <i>D.stramonium</i> <i>D.metel</i> <i>Lycopersicum esculentum</i> <i>Nicotiana tabacum</i> <i>Nicandra physaloides</i> <i>Petunia hybrida</i> <i>Piper nigrum</i> <i>Physalis peruviana</i> <i>P.angulata</i> <i>Solanum tuberosum</i> <i>S.nigrum</i> <i>S.melongena</i>	poivron tomate tabac petunia poivrier pomme de terre aubergine	1,3,8 1 8 10 8 1,2,3,7,8 1,2,3,7 10 1 11 1 10 1,7,8,11 10 3,8
Umbelliferae <i>Daucus carotta</i> <i>Foeniculum vulgare</i>	carotte	3 7
Salicaceae <i>Populus</i> sp.		14
Tiliaceae <i>Triumfetta pentadra</i>		16
Violaceae <i>Viola tricolor</i>	violette	8
Vitaceae <i>Vitis vinifera</i>	vigne	1
Zingiberaceae <i>Zingiber officinale</i>	gingembre	1

Références:

- | | |
|------------------------------|------------------------------|
| 1.ZALUCKI et al., 1986 | Australie |
| 2.OUATTARA et al., 1977 | Burkina Faso |
| 3.GREATHEAD et GIRLING, 1989 | Afrique de l'Est et Australe |
| 4.COLLINGWOOD et al., 1981 | Sénégal |
| 5.APPERT, 1971 | Afrique |
| 6.NYAMBO, 1988 | Tanzanie |
| 7.MOHYUDDIN, 1989 | Pakistan |
| 8.MANJUNATH et al., 1989 | Inde |
| 9.TOPPER, 1987a | Soudan |
| 10.PARSONS, 1939 | Afrique du Sud |
| 11.BANPOT NAPOMPETH, 1989 | Asie du Sud Est |
| 12.MEIERROSE et al., 1989 | Europe Occidentale |
| 13.BALLA, 1982 | Soudan |
| 14.VIETTE, 1967 | Madagascar |
| 15.HMIMINA, 1975 | Maroc |
| 16.NIBOUCHE (présente étude) | Burkina Faso |

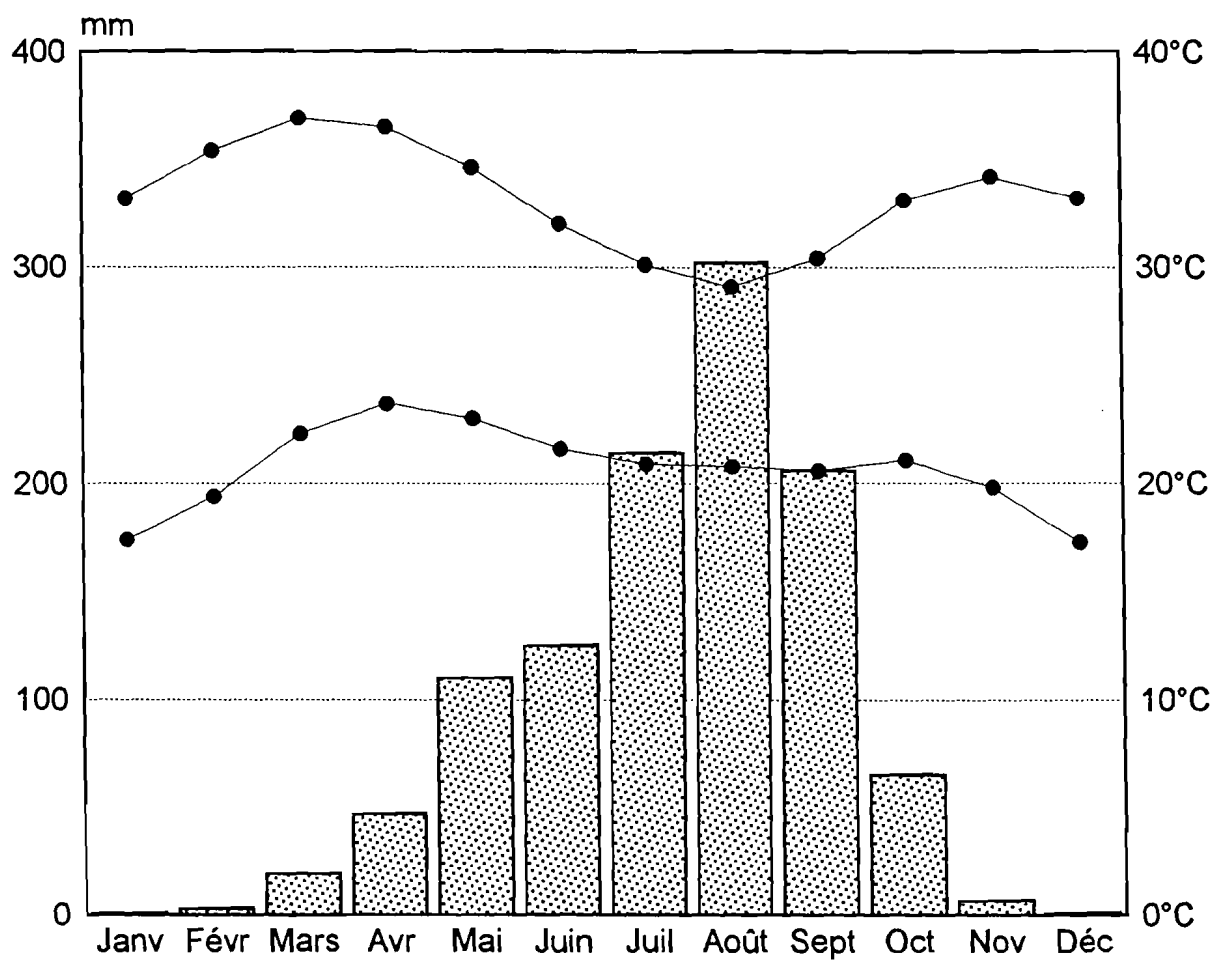
ANNEXE 2:

Nombre d'individus par échantillon (n) et fréquences alléliques observées sur les 22 populations étudiées.

	BER	BO87	BO88	BEZ	PYR	CAM	AVI	POR	TUN	MAR	LOU	TAN	KOM	TOE	BAZ	YEG	KUN	LEG	FKC	BKE	DBR	FKS
Pgm																						
n	120	141	219	44	120	48	48	57	39	47	24	24	24	24	24	24	24	24	48	48	48	48
a	0,046	0,046	0,027	0,023	0,029	0,031	0,021	0	0,026	0	0,042	0,021	0	0	0	0	0,042	0	0	0,042	0,021	0
b	0,337	0,411	0,354	0,42	0,371	0,333	0,354	0,105	0,41	0,447	0,396	0,354	0,333	0,604	0,271	0,355	0,292	0,458	0,396	0,448	0,365	0,469
c	0,525	0,426	0,498	0,511	0,496	0,49	0,531	0,632	0,462	0,426	0,479	0,458	0,604	0,396	0,646	0,458	0,583	0,5	0,479	0,406	0,499	0,448
d	0,092	0,099	0,116	0,046	0,096	0,135	0,094	0,263	0,102	0,127	0,083	0,146	0,063	0	0,083	0,167	0,083	0,042	0,104	0,094	0,115	0,073
e	0	0,014	0,005	0	0,008	0,011	0	0	0	0	0	0,021	0	0	0	0,02	0	0	0,021	0,01	0	0,01
f	0	0,004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mpi																						
n	72	116	122	44	117	48	47	51	39	46	24	23	24	24	21	24	24	24	46	48	48	47
a1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,021	0	0
a	0,049	0,056	0,041	0,057	0,047	0,031	0,075	0	0	0,054	0,021	0,044	0,021	0,042	0	0,063	0,063	0,083	0,022	0,042	0,073	0,053
b	0,521	0,483	0,516	0,477	0,432	0,458	0,33	0,294	0,41	0,511	0,542	0,522	0,542	0,458	0,667	0,5	0,5	0,458	0,511	0,479	0,427	0,447
c	0,271	0,341	0,303	0,284	0,338	0,333	0,34	0,461	0,462	0,315	0,354	0,326	0,354	0,292	0,191	0,292	0,292	0,292	0,348	0,271	0,354	0,383
d	0,139	0,116	0,123	0,159	0,133	0,167	0,234	0,196	0,09	0,12	0,083	0,087	0,083	0,146	0,142	0,145	0,145	0,146	0,098	0,156	0,115	0,117
e	0,02	0,004	0,017	0,023	0,05	0,011	0,021	0,049	0,038	0	0	0,021	0	0,062	0	0	0	0,021	0,021	0,031	0,031	0
Hbdh																						
n	120	144	166	44	120	48	48	57	39	47	24	24	24	24	-	24	24	24	47	48	48	48
a	0,013	0	0,006	0	0,038	0,01	0,01	0	0,026	0,011	0,021	0	0	0	-	0	0	0	0,021	0	0,032	0,032
b	0,979	0,993	0,985	1	0,958	0,98	0,969	1	0,936	0,968	0,937	0,979	1	0,979	-	1	0,958	0,979	0,979	1	0,958	0,958
c	0,008	0,007	0,006	0	0,004	0,01	0,021	0	0,038	0,021	0,042	0,021	0	0,021	-	0	0,042	0,021	0	0	0,01	0,01
d	0	0	0,003	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0
ldh																						
n	120	163	220	44	119	48	48	57	39	47	24	24	24	24	-	24	24	24	48	48	48	48
a	0	0	0,005	0	0	0	0	0,009	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0,042	0	0	0	0
b	0,904	0,92	0,92	0,977	0,891	0,917	0,927	0,947	0,923	0,915	0,958	0,958	0,958	1	-	0,979	0,979	0,918	0,958	0,948	0,969	0,958
c	0,096	0,08	0,075	0,023	0,109	0,083	0,073	0,044	0,064	0,085	0,042	0,042	0,042	0	-	0,021	0,021	0,042	0,042	0,052	0,031	0,042
d	0	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0
Gpi																						
n	48	140	-	44	48	48	48	57	39	47	24	24	24	24	24	24	24	24	48	48	48	48
a	0	0,011	-	0,023	0,01	0,01	0,031	0,044	0,039	0,043	0,042	0,021	0	0,062	0,042	0	0,021	0,042	0,063	0,01	0,042	0,042
b	0,958	0,979	-	0,898	0,969	0,969	0,948	0,956	0,923	0,915	0,896	0,896	0,979	0,938	0,958	1	0,917	0,938	0,885	0,958	0,917	0,917
c	0,031	0,011	-	0,08	0,021	0,021	0,01	0	0,039	0,032	0,063	0,083	0,021	0	0	0	0,063	0	0,052	0,021	0,042	0,031
d	0,011	0	-	0	0	0	0,01	0	0	0,011	0	0	0	0	0	0	0	0,021	0	0,01	0	0,01
Ak																						
n	72	72	123	44	120	48	48	57	39	47	24	24	24	24	24	24	24	24	48	48	48	48
a	0	0	0,016	0,023	0,004	0	0	0	0,026	0,011	0	0	0,021	0	0	0,021	0	0	0	0	0	0
b	0,986	0,993	0,984	0,966	0,979	1	0,99	1	0,948	0,989	0,979	0,979	0,979	0,979	1	0,979	0,979	1	1	1	1	1
c	0,014	0,007	0	0,011	0,017	0	0,01	0	0,026	0	0,021	0,021	0	0,021	0	0	0,021	0	0	0	0	0
Acp																						
n	-	72	24	-	-	48	48	57	39	47	-	-	24	24	-	24	-	24	24	24	-	24
b	-	1	1	-	-	0,958	1	1	0,987	1	-	-	1	0,958	-	1	-	0,958	1	1	-	0,979
c	-	0	0	-	-	0,042	0	0	0,013	0	-	-	0	0,042	-	0	-	0,042	0	0	-	0,021
Hk																						
n	24	140	143	-	-	48	48	57	39	47	24	24	24	24	-	24	-	24	48	48	24	48
a	0	0	0,007	-	-	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0
b	1	1	0,99	-	-	1	0,99	1	1	1	1	1	1	1	-	1	-	1	0,99	1	1	0,99
c	0	0	0,003	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0,01	0	0	0,01
Got																						
n	120	24	171	44	120	48	48	48	39	47	24	24	24	24	-	24	-	24	48	48	48	48
a	0,004	0	0,003	0	0	0	0,011	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0,01	0	0
b	0,992	1	0,994	1	0,992	1	0,967	0,948	0,987	0,989	1	1	1	1	-	1	-	1	1	0,98	1	0,99
c	0,004	0	0,003	0	0,008	0	0,022	0,052	0,013	0,011	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0,01	0	0,01

ANNEXE :

Pluviométrie mensuelle et températures minima et maxima moyennes mensuelles
à Bobo-Dioulasso (moyennes 1951-84)



CYCLE ÉVOLUTIF DE *HELICOVERPA ARMIGERA* (HÜBNER, 1808) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) DANS L'OUEST DU BURKINA FASO: biologie, écologie et variabilité géographique des populations.

Samuel NIBOUCHE

RÉSUMÉ:

Dans l'ouest du Burkina Faso, *Helicoverpa armigera* (Hübner) est actif en zone de cultures pluviales durant la saison des pluies, entre juin et novembre. Les premières populations apparaissent sur l'adventice *Cleome viscosa*, puis les attaques se produisent sur les cultures (principalement maïs et coton). La végétation spontanée n'héberge pas le ravageur durant la saison sèche, aucune population n'est observée entre décembre et mai. Les attaques sur les cultures maraîchères (essentiellement la tomate) se produisent entre octobre et février-mars. En avril et mai, le ravageur n'est pas actif. En saison des pluies, la tomate est attaquée en juin et juillet, tandis qu'en août et septembre, les attaques sont faibles à nulles. Le nombre annuel de générations est de trois à quatre en zone de cultures pluviales et de six à neuf en culture maraîchère.

Sur les périmètres où l'arrêt du maraîchage intervient en janvier-février, une diapause photopériodique est induite par action combinée des jours courts (moins de 11h30) et des températures nocturnes basses. Les fortes températures du sol diffèrent la reprise de développement d'une partie des nymphes diapausantes jusqu'à la reprise des pluies en juin. Lorsque la disparition des cultures-hôtes maraîchères intervient en mars-avril, un second mécanisme de diapause, induit par l'action des fortes températures (supérieures à 34°C), permet la survie des nymphes durant les mois d'avril-mai.

La dynamique des captures d'adultes suggère l'existence de migrations de direction générale sud vers nord entre mars et juillet, et en sens inverse en octobre et novembre. Ces migrations permettraient la colonisation alternative des cultures pluviales et des cultures maraîchères au Burkina Faso et se produiraient également à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest entre le Burkina Faso et le centre de la Côte d'Ivoire. La faible différenciation génétique des populations de *H. armigera* en Afrique de l'Ouest conforte l'hypothèse de l'existence de ces forts flux migratoires.

ABSTRACT:

In Western Burkina Faso, *Helicoverpa armigera* (Hübner) is active in raingrown crops areas during the rainy season, from June to November. First infestations appear on the weed *Cleome viscosa*, then the pest attacks crops (mainly maize and cotton). The natural vegetation does not sustain *H. armigera* during the dry season, no population of the pest is noticed between December and May. Market gardening (mainly tomato) supports infestations from October to February-March. In April and May, larval populations disappear in irrigated areas. During the rainy season, tomato supports infestations in June and July, whereas in August and September infestations are low or nil. The annual number of generations ranges from three to four in raingrown crops areas and from six to nine in irrigated areas.

In irrigated areas where market-gardening ends in January-February, a photoperiodic diapause is induced by the joint action of a short day length (less than 11h30) and cool night temperatures. High soil temperatures delay development of some of the diapausing pupae, and synchronise emergence with the start of the rainy season. When irrigated host-plants disappear in March-April, the thermic diapause, induced by action of high temperatures (more than 34°C) on larvae, allows survival of pupae during April and May.

Adults catches phenology suggests that migrations occur from south to north from March to July, and in the opposite direction in October and November. These migrations probably allow the pest to invade alternately raingrown crops areas and irrigated crops areas in Burkina Faso and probably take place at a continental scale, between Burkina Faso and central Ivory Coast. The lack of genetic structuration between west-african populations of *H. armigera* supports these hypotheses.